CINCO REINOS

# CINCO REINOS

## Guía ilustrada de los *phyla* de la vida en la Tierra

Lynn Margulis / Karlene V. Schwartz



LABOR

Guía ilustrada de los *phyla* de la vida en la Tierra
Lynn Margulis / Karlene V. Schwartz



# CINCO REINOS

## Guía ilustrada de los *phyla* de la vida en la Tierra

Lynn Margulis/Karlene V. Schwartz

LABOR

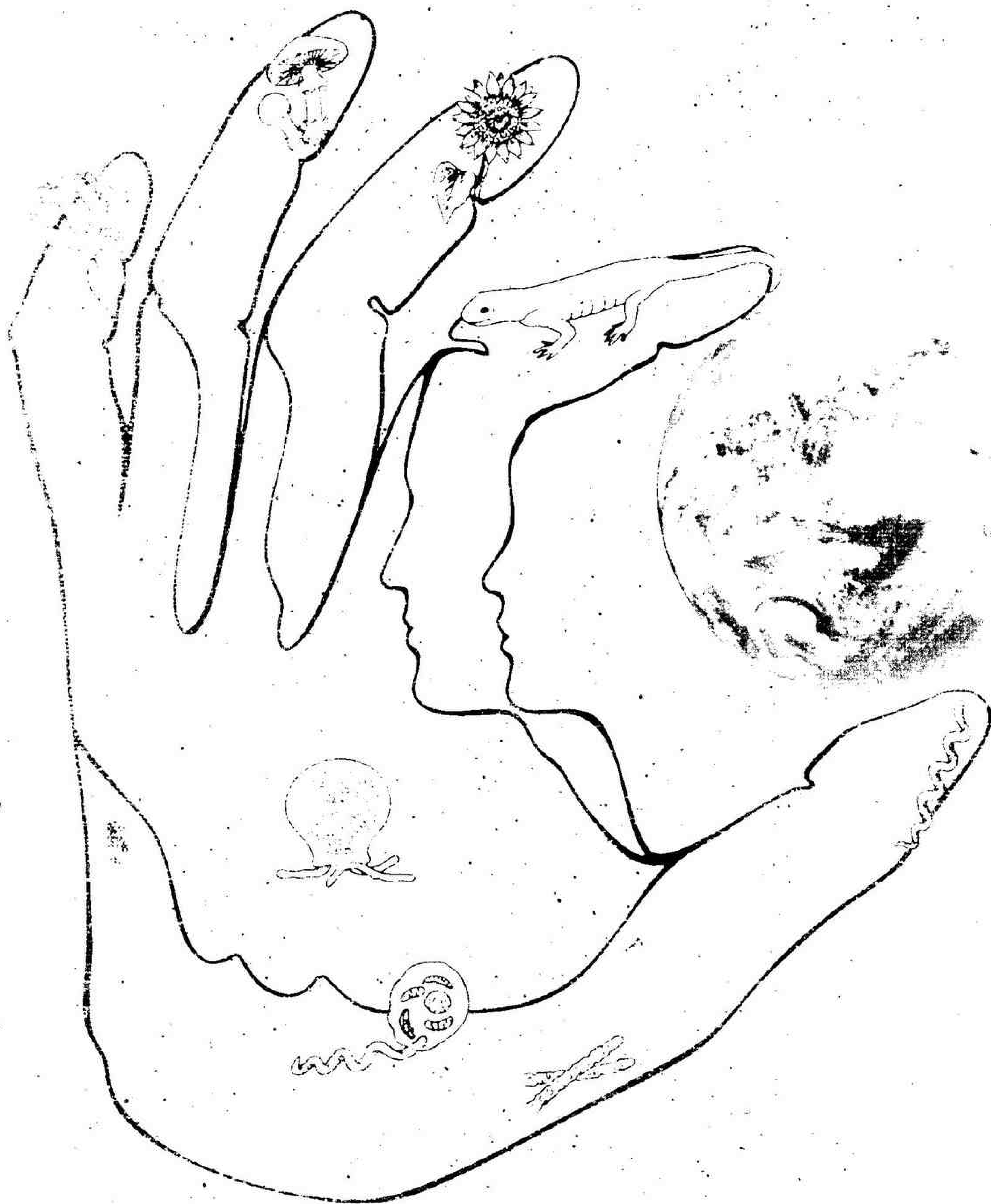
CINCO REINOS
Guía ilustrada de los *phyla* de la vida en la Tierra
Lynn Margulis/Karlene V. Schwartz



# Guía ilustrada de los *phyla* de la vida en la Tierra



# Guía ilustrada de los *phyla* de la vida en la Tierra



# CINCO REINOS

Una filogenia de la vida en la Tierra basada en el sistema de los cinco reinos de Whittaker y en la teoría simbiótica del origen de las células eucariotas.

PLANTAS
(haplo-diploides)

ANIMALES
(diploides)

HONGOS
(haploides,
dicariontes)

ANGIOSPERMATÓFITOS
CICADÓFITOS
ESFENÓFITOS
CONIFERÓFITOS
GNETÓFITOS
GINKÓFITOS
FILICINÓFITOS
LICOPODÓFITOS
BRIÓFITOS

Celoma

CORDADOS
EQUINODERMOS
ARTRÓPODOS
MOLUSCOS
ANÉLIDOS
TARDÍGRADOS
HEMICORDADOS
BRAQUIÓPODOS
PENTASTÓMIDOS
PRIAPÚLIDOS
ECTOPROCTOS
EQUIÚRIDOS
SIPUNCÚLIDOS
ONICÓFOROS
FORÓNIDOS
POGONÓFOROS
NEMATODOS
QUETOGNATOS
ROTÍFEROS
GASTROTRICOS
QUINORRINCOS
NEMATOMORFOS
ACANTOCÉFALOS
ENDOPROCTOS
GNATOSTOMÚLIDOS
NEMERTINOS
PLATELMINTOS
MESOZOOS
PORÍFEROS
CNETÓFOROS
CNIDARIOS
PLACOZOOS

Segmentación

MICOFICÓFITOS
BASIDIOMICETES
ASCOMICETES
ZIGOMICETES

Histogénesis
Embriogénesis
Gástrula
Blástula
Dicariosis

Cromosómicos

PROTOCTISTAS
Meiosis
Gametogénesis
Mitosis
Esteroidogénesis

RODÓFITOS
FEÓFITOS
CLORÓFITOS
ZOOMASTIGINOS
BACILARIÓFITOS
XANTÓFITOS
CRIPTÓFITOS
CRISÓFITOS
HAPTÓFITOS
EUGLENÓFITOS
RIZÓPODOS
EUSTIGMATÓFITOS
DINOFLAGELADOS
CILIÓFOROS
CNIDIOSPORIDIOS
APICOMPLEJOS
ANTINÓPODOS
FORAMINÍFEROS
MIXOMICETES
ACRASIOMICETES
LABERINTULOMICETES
OOMICETES
GAMÓFITOS
QUITRIDIOMICETES
PLASMODIOFOROMICETES
HIFOQUITRIDIOMICETES

Micelio
Aerobiosis

CIANOBACTERIAS
BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS
CLOROXIBACTERIAS
CARIOBLASTOS
ACTINOBACTERIAS
MIXOBACTERIAS
MICROCOCOS
PSEUDOMONAS
BACTERIAS QUIMIAUTÓTROFAS
METANOCREADORAS
OMNIBACTERIAS
AEROENDOSPORAS
ESPIROQUETAS
TIOPNEUTES
BACTERIAS FIJADORAS DE NITRÓGENO
BACTERIAS FERMENTADORAS
AFRAGMABACTERIAS

Fotosíntesis
Fototaxis
Motilidad
MONERAS
Reproducción
Esporas
Quimiotaxis
Fermentación

Cromonémicos



# CINCO REINOS

## Guía ilustrada de los phyla de la vida en la Tierra

**Lynn Margulis**
UNIVERSIDAD DE BOSTON

**Karlene V. Schwartz**
UNIVERSIDAD DE MASSACHUSETTS, BOSTON




Editorial Labor, S. A.

Traducción de:
Ana Ávila, licenciada en Biología
Profesora ayudante del Departamento de Ecología
Universidad Autónoma, Barcelona

Título de la obra original:
*Five Kingdoms. An illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth*

Primera edición: 1985

First published in the United States by W. H. Freeman and Company,
New York, N.Y., and Oxford


Edición original en Estados Unidos por W. H. Freeman and Company
Nueva York, N. Y., y Oxford

Editorial Labor, S. A. - Calabria, 235-239 - 08029 Barcelona (1985)
ISBN: 84-335-5217-1
Depósito Legal: B. 33.503-1985
Impreso en España - Printed in Spain

Impreso en I.A.G. Grafink, S. A.
Polígono Industrial Cadesbank, Nave 31
Ripollet (Barcelona)

# ÍNDICE



*Los géneros ilustrados en cada *phylum* se dan en cursiva a continuación del título del *phylum.*

# PRÓLOGO

EL conocimiento, como la burocracia, tiende inexorablemente a ramificarse a medida que va creciendo. A principios del siglo XIX, el gran zoólogo francés Georges Cuvier clasificó todos los «animales» (seres con movimiento, tanto visible a simple vista como al microscopio) en cuatro grandes grupos o *phyla*. Un siglo antes, el mismo Linneo, padre de la taxonomía moderna, había colocado todos los animales «sencillos» en una única categoría: los «Vermes» o gusanos.

Los cuatro *phyla* de animales propuestos por Cuvier se ampliaron a más de cuarenta, distribuidos en dos reinos: el de los Protoctistas (formas microscópicas y sus descendientes) y el de los Animales (formas que se desarrollan a partir de embriones); ¡y todo ello sin haber citado aún las plantas, los hongos, las bacterias y otros tipos de protoctistas! Los mismos nombres de algunos de estos grupos imponen incluso cierto respeto: quinorrincos, priapúlidos, onicóforos y los recientemente descubiertos gnatostomúlidos. Algunos biólogos pueden pronunciar estos nombres con cierto virtuosismo pero, de la misma forma que mi hijo de siete años sabe el promedio de carreras de los jugadores de béisbol más famosos sin saber qué es un promedio de carreras, muchos de nosotros sabemos muy poco de los organismos englobados en estos nombres. Esta ignorancia procede de dos causas principales: los nombres son, simplemente, demasiados, y la enseñanza actual de la zoología está tan llena de teoría abstracta que el conocimiento de la diversidad orgánica, por desgracia, ha retrocedido.

La Dra. Margulis y la Dra. Schwartz han sacado a la luz en esta obra un raro tesoro intelectual, algo realmente original y útil. Si esta originalidad se nos presenta en forma de un «libro de dibujos», no por ello debe ser subestimada; y, puesto que los primates son animales dotados de visión, el mejor modo de instruirlos es mediante un conjunto de figuras con indicaciones precisas sobre su significado, lo cual se ha logrado de forma admirable en este volumen. Asimismo, es importante señalar el hecho de que nadie había pensado anteriormente en escribir un libro tan completo, claro y valioso como éste.

Mis comentarios han sido hasta ahora muy zoocéntricos. He hablado sólo de animales, casi como si la vida fuera una escalera con los animales en los escalones superiores y todo lo demás, debajo, sin concederle la menor importancia. Las taxonomías antiguas consideraban dos reinos (las plantas y los animales, con los organismos unicelulares situados de manera rígida en uno u otro reino) o, como máximo, tres reinos (las plantas, los animales y los seres

unicelulares). En la presente obra, con sus 89 *phyla* distribuidos en cinco reinos, se sitúan los animales (nosotros incluidos) en la perspectiva adecuada dentro del árbol genealógico de la vida; somos una rama (aunque grande) de un enorme y ramificado árbol. La separación más importante no se plantea siquiera entre las plantas y los animales, sino *dentro* del grupo de los microorganismos, antiguamente ignorados, y es la que distingue a los Moneras (procariotas) de los Protoctistas (eucariotas). Los cinco reinos se ordenan según tres grandes niveles de vida: los procariotas (bacterias del reino de los Moneras), los microorganismos eucariotas y sus descendientes (Protoctistas) y las formas de mayor tamaño eucariotas (Plantas, Animales y Hongos). Estos tres últimos reinos representan las tres grandes estrategias ecológicas para los organismos macroscópicos: producción (plantas), absorción (hongos) y consumo (animales).

Hay quien desprecia las taxonomías y sus revisiones, considerándolas como meros ejercicios de ordenación, como un tipo de coleccionismo de sellos glorificado, sin mérito científico y aptas para mentes estrechas que necesitan categorizar sus resultados. Nada más falso ni más inadecuadamente arrogante. Las taxonomías son un reflejo del pensamiento humano y expresan nuestros conceptos fundamentales sobre los objetos del universo que nos rodea. Cada taxonomía es una teoría sobre los organismos a los que clasifica.

El sistema de los cinco reinos y la expansión de los *phyla* a cerca de un centenar representa el comienzo de nuevas y prometedoras vías de pensamiento sobre los organismos y su evolución. Aprecio grandemente la oportunidad de expresar mis sentimientos al respecto, pero debe terminar constatando que escribo este prólogo debido a un cruel infortunio. Robert H. Whittaker, el gran biólogo y ecólogo de Cornell, quien desarrolló el sistema de los cinco reinos y quien debía haber escrito este prólogo, murió prematuramente de cáncer en 1980. La adopción, prácticamente universal, de su sistema por los principales libros de texto (generalmente, el medio más lento en adoptar un cambio de cualquier tipo) es un testimonio del poder de sus ideas y de la importancia de su trabajo, tema del presente libro.

*Mayo 1981*

*Stephen Jay Gould*
Harvard University

# PREFACIO

ESTE libro es un catálogo de la diversidad de los seres vivos del mundo. Se ha escrito para estudiantes de Ciencias, sus profesores y, en general, cualquier persona que sienta curiosidad por la extraordinaria variedad de organismos que viven en nuestro planeta. Hemos descrito e ilustrado todos los grupos principales de organismos, contabilizando casi un centenar de *phyla* pertenecientes a los cinco reinos propuestos, hace ya más de 20 años, por R. H. Whittaker. Gran parte de esta información, en particular la que se refiere al mundo microbiano, se ha obtenido en esta última década y constituye lo más reciente en el ámbito científico. Tanto botánicos como zoólogos, dejando aparte algunas excepciones, están de acuerdo en clasificar las plantas y los animales en *phyla*. Sin embargo, los microbiólogos aún no han tenido la oportunidad de establecer grupos que satisfagan a bacteriólogos, ficólogos, protozoólogos y otros científicos. Así, nos hemos visto obligadas a construir algunos *phyla* nuevos para los microbios, basados en principios coherentes con la clasificación actualmente aceptada para los organismos macroscópicos.

En la introducción se describe de modo amplio la vida basada en la célula y se explica por qué los virus no se consideran células. En ella se discuten las profundas diferencias entre los dos grandes tipos de organización celular: el procariota (no nucleado) del reino de los Moneras y el eucariota (nucleado) de los otros cuatro reinos. En las páginas 16 y 17 se da una breve descripción y un resumen en forma gráfica de la cronología de los últimos 4000 millones de años de historia geológica.

Las secciones introductorias a los cinco capítulos siguientes describen las características generales de cada reino: los Moneras, los Protoctistas, los Hongos, los Animales y las Plantas. Una filogenia ilustrada acompaña cada introducción: en ella se muestra un árbol genealógico con las relaciones evolutivas entre los grupos del reino descrito. Todas las filogenias, especialmente las de los microorganismos, son provisionales, ya que no se conoce de modo definitivo ninguna historia evolutiva. Al final de cada capítulo se da una bibliografía relativa a los miembros de cada *phylum* descrito en el capítulo. Se han seleccionado una o dos especies para ilustrar cada *phylum*, de las cuales se ofrece una o más fotografías, un dibujo anatómico y una breve descripción. Estas descripciones, 89 en total, constituyen el cuerpo principal del libro.

En el apéndice se clasifican, a nivel de *phylum*, casi un millar de géneros, incluyendo todos los mencionados en este libro. El nombre común acompaña en muchos casos al nombre científico. Por ultimo, se ofrece un extenso glosario.

Especialistas en artrópodos nos han indicado que pueden haber 10 millones de especies de organismos en la Tierra, insectos la mayor parte de ellos. Conocerlos a todos es una aspiración imposible. Debido a distintas tradiciones en las disciplinas biológicas, aún no hay consenso sobre la nomenclatura y la sistemática de cada taxon y, en consecuencia, no todos los taxones descritos en este libro van a ser igualmente aceptados. De todos modos, creemos que el esquema propuesto es, en general, adecuado, coherente y útil. Asimismo, recibiremos con agrado cualquier corrección, sugerencia o información que pueda mejorar el texto o la ilustración para posteriores ediciones.

*Junio 1981*

*Lynn Margulis*
*Karlene V. Schwartz*

# AGRADECIMIENTOS

LOS dibujos realizados por los ilustradores han contribuido a agudizar en gran medida nuestra propia comprensión. Damos por ello las gracias a Laszlo Meszoly, Michael Lowe, Illyse Atema, Dorion Sagan, Emily Hoffman, Linda Reeves, Peter Brady y Robert Golder. A no ser por Michael Gorczyca, no existiría el glosario. Natasha Villamia, Matthew Zavitkovsky, Rosaline Glicksman, Betsey Grosovsky, Gregory Vogel, Jeremy Sagan, Geraldine Kline, Janet Williams y Joan Howard han colaborado eficazmente en la preparación del manuscrito. Agradecemos a William Ormerod y James G. Schaadt su ayuda para identificar organismos en el campo y su realización y selección de fotografías.

También estamos en deuda con centenares de especialistas de los Estados Unidos y de otros países que han expresado su entusiasmo enviando tesis, manuscritos, fotografías y dibujos; o que han leído fragmentos de nuestro manuscrito y clarificado nuestras ilustraciones. Agradecemos a R. H. Whittaker el impulso inicial proporcionado para que ilustráramos su concepto de los cinco reinos. Unicamente lamentamos que no viviera para ver la obra terminada. También damos las gracias a los bibliotecarios de la Universidad de Massachusetts, en Boston, de la Universidad de Hawaii y del Laboratorio de Biología marina de Woods Hole por sus generosos esfuerzos en proporcionarnos toda clase de libros y publicaciones periódicas. Queremos expresar nuestro agradecimiento a nuestros colegas de la Universidad de Boston y de la Universidad de Massachusetts por su apoyo continuado y sus comentarios críticos.

Nuestra mayor deuda es para con la Life Sciences Division de la NASA, que ha subvencionado nuestras investigaciones desde 1973 en el marco del programa Contribución Microbiana al Mundo Precámbrico (NGR-004-025). En los días que precedieron a los vuelos de los Viking, se discutía extensamente sobre la posibilidad de vida en Marte y la forma que pudiera tomar la vida extraterrestre. En nuestras conversaciones con científicos de la NASA, en especial con Richard S. Young, Donald L. DeVicenzi y Gerald A. Soffen, nos percatamos de una falta de apreciación de la diversidad de la vida en la Tierra, principalmente del mundo microbiano. Muchos de los organismos terrestres no hubieran sido identificados como vivos por científicos en busca de señales de vida en el planeta rojo. La falta de una guía ilustrada de la vida en la Tierra se hacía notar no sólo entre los círculos de científicos del Viking, sino también entre estudiantes de biología y sus profesores, quienes se habían dado cuenta de que no había libros que trataran simultáneamente de taxones de organismos macroscópicos y microscópicos. Nuestros esfuerzos se han dirigido a remediar esta

situación y, gracias a la subvención de la NASA y a la ayuda de estudiantes y graduados de la Universidad de Boston, ello ha sido posible.

La preparación del índice se debe a la inteligente programación de Jeremy Sagan, con la ayuda de B. D. D. Grosovsky, K. E. Nealson, L. Read, W. Solomon, D. Sagan e I. Taylor.

Una de nosotras (L. Margulis) agradece la ayuda prestada por la Fundación Guggenheim (Fellow, 1979), y la otra (K. Schwartz) la del Departamento de Biología de la Universidad de Massachusetts, en Boston, para realizar una estancia sabática en Hawaii (1979-1980). Finalmente, estamos por supuesto agradecidas a nuestras familias (Nick, Dorion, Jeremy, Zachary, Jenny, Lowell y Jonathan) por apremiarnos en la redacción del libro.

*L. M.*
*K. V. S.*

# INTRODUCCIÓN

**Grandes contribuidores a nuestros conceptos de reinos y *phyla***

Carolus Linnaeus (Carl von Linné, sueco), quien creó el concepto de la nomenclatura binomial y estableció un esquema global para toda la naturaleza.
Antoine Laurent de Jussieu (francés), quien estableció las principales subdivisiones del reino de las Plantas.
Georges Léopold Cuvier (francés), quien estableció las principales «ramificaciones» (Phyla) del reino de los Animales.
Ernst Haeckel (alemán), quien creó el reino de los Moneras para las bacterias.
Herbert F. Copeland (estadounidense) quien reclasificó todos los microorganismos, estableciendo el reino de los Protoctistas para los microorganismos nucleados.
Robert H. Whittaker (estadounidense), quien fundó el sistema de los cinco reinos, reconociendo el reino de los Hongos.



Carolus Linnaeus
1707-1778
(Archivo Bettmann)



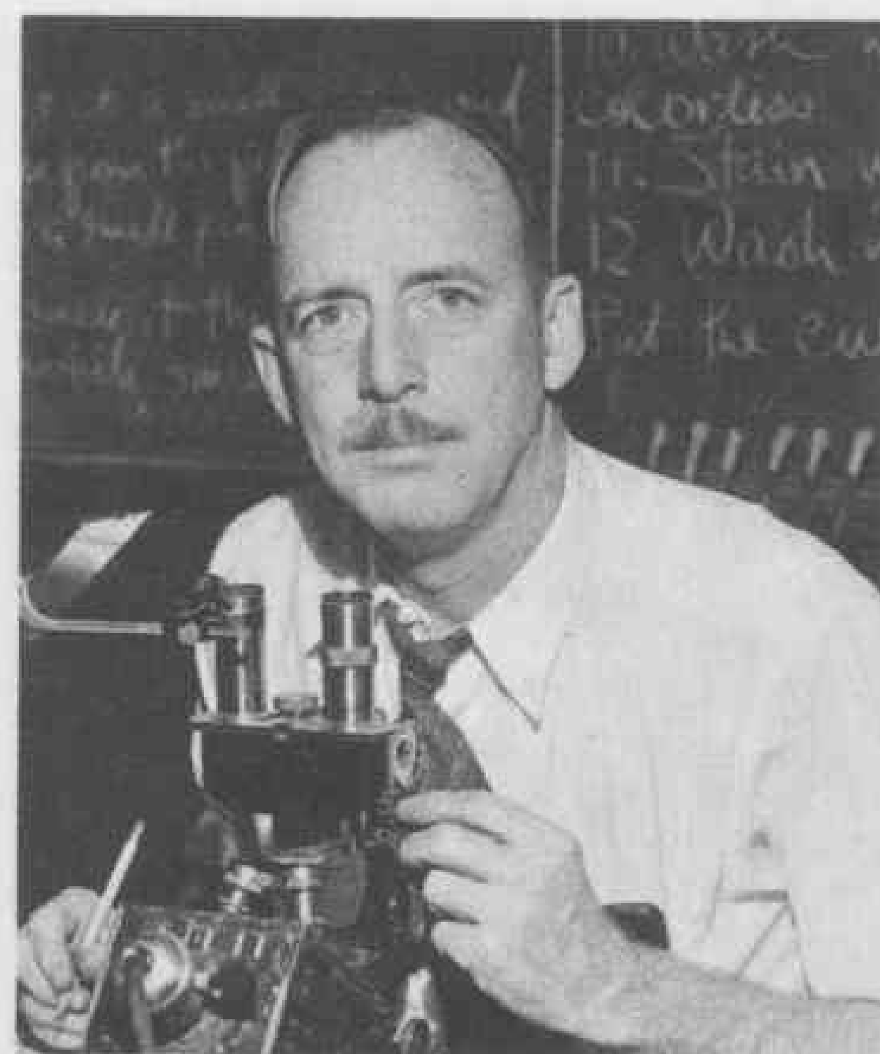
Antoine Laurent de Jussieu
1748-1836
(Archivo Bettmann)




Georges Léopold Cuvier
1769-1832
(Bibl. Museo Hist. Nat. París)



Ernst Haeckel
1834-1919
(Archivo Bettmann)



Herbert F. Copeland
1902-1968



R. H. Whittaker
1924-1980
(Cortesía de R. Geyer)

## SISTEMAS DE CLASIFICACIÓN

HAY actualmente en la Tierra, como mínimo, tres millones, y quizá diez millones, de especies de organismos vivos, y una cantidad todavía mayor se ha extinguido. El esfuerzo para poner orden en esta variedad increíble ha originado la sistemática, la clasificación del mundo vivo. La sistemática moderna agrupa las especies muy relacionadas en *géneros*, los géneros en *familias*, las familias en *órdenes*, los órdenes en *clases*, las clases en *phyla* (*phylum*, en singular), y los *phyla* en *reinos* (v. tabla 1). Esta jerarquía conceptual se formó

**Tabla 1. Clasificación de dos organismos**

| Nivel taxonómico | Hombre | Ajo |
|---|---|---|
| Reino | Animales | Plantas |
| Phylum (división)* | Cordados | Angiospermatófitos |
| Subphylum** | Vertebrados | |
| Clase | Mamíferos | Monocotiledóneas |
| Orden | Primates | Liliales |
| Familia | Hominoidea | Liliaceae |
| Género | *Homo* | *Allium* |
| Especie | *sapiens* | *sativum* |

*Los botánicos usan el término *división* en lugar de *phylum*.
**Se pueden crear distintos niveles taxonómicos intermedios añadiendo los prefijos *sub* y *super* al nombre de cualquier nivel taxonómico.

gradualmente, a lo largo de unos cien años, a partir de la base sólidamente establecida por el científico sueco C. Linneo (1707-1778), quien dio comienzo a la práctica moderna de la nomenclatura binomial. Cada organismo conocido recibe un nombre único, de factura latina y que consta de dos partes: la primera parte del nombre es igual para todos los organismos del mismo género, mientras que la segunda lo distingue de los demás. Por ejemplo, *Quercus ilex*, *Quercus suber* y *Quercus faginea* son los nombres científicos de la encina, el alcornoque y el quejigo, respectivamente.

Grupos de todos los tamaños a partir de especie reciben el nombre de *taxones* (en singular, taxon), y la *taxonomía* es el análisis de las características de un organismo con el propósito de asignarlo a un taxon. Desde los tiempos de

organismos acuáticos y parásitos menos conocidos), los Hongos (setas, mohos y líquenes), los Animales (animales con o sin espina dorsal) y las Plantas (musgos, helechos, gimnospermas y angiospermas).

## LAS CÉLULAS EN LOS CINCO REINOS

Antony van Leewenhoek (1632-1723), el hombre que descubrió el mundo microbiano, llamó «animálculos» a los microorganismos que encontraba en grandes cantidades por doquier. Más de un siglo después aún se pensaba que estos pequeños animales surgían espontáneamente de la materia inanimada. Louis Pasteur (1834-1919) y John Tyndall (1820-1893) demostraron, de forma concluyente, que los organismos microscópicos sólo eran producidos por otros organismos microscópicos, al igual que ocurre con los organismos macroscópicos.

Ernst Haeckel (1834-1919), el difusor de la teoría evolutiva de Darwin en Alemania, hizo varias propuestas para la creación de un tercer reino de organismos. Los límites de este nuevo reino creado por Haeckel, los Protistas, fueron variando a lo largo de su prolongada carrera, pero su finalidad invariable era separar las plantas y animales de los organismos más primitivos y ambiguos, con la implicación de que los organismos superiores evolucionaron a partir de antecesores protistas. Dentro del reino de los Protistas, Haeckel reconoció a las bacterias y algas cianofíceas como un grupo principal, los Moneras, que se distinguían por la falta de núcleo celular.

El núcleo es una estructura que se encuentra en las células de todos los organismos mayores y más familiares. Es típicamente esférico, visible bajo observación al microscopio, y se halla separado del resto de la célula (el *citoplasma*) por una *membrana nuclear*. Tiñendo las células en un determinado estadio de su ciclo vital con colorantes estándares se pueden observar en el núcleo unos cuerpos cilíndricos que absorben preferentemente el color: son los *cromosomas*. Los cromosomas se componen de distintas proteínas y de *ácido desoxirribonucleico* (ADN). El ADN es una molécula larga y estrecha que tiene capacidad de duplicarse y que contiene la información que la célula utiliza para la síntesis de las proteínas específicas necesarias para su vida y reproducción. El número de cromosomas en el núcleo celular es una característica particular de cada especie. Por ejemplo, las células de las hojas de una especie de áster silvestre *(Haplopappus gracilis)* contienen sólo 4 cromosomas, mientras que

algunas especies de *Kalanchoë* (también plantas angiospermas) tienen cerca de 500. Cada célula del tejido humano contiene 46 cromosomas.

La *mitosis,* división celular que produce dos células hijas idénticas, empieza cuando los cromosomas se duplican y forman dos conjuntos cromosómicos idénticos. A continuación, se forma el *huso mitótico,* que consiste en unos largos *microtúbulos* de proteína que irradian desde los polos en los extremos opuestos de la célula y se unen a los cromosomas. De alguna forma, los microtúbulos separan los dos conjuntos de cromosomas y así, cuando la célula se ha dividido, cada célula hija tiene con seguridad un conjunto de cromosomas idéntico al de la célula madre.

En 1937, el biólogo marino francés Edouard Chatton publicó en Egipto un corto artículo sugiriendo el término *procariótico* (del griego *pro,* antes; y *karyon,* núcleo) para describir las bacterias y algas cianofíceas, y el término *eucariótico* (del griego *eu,* verdadero) para describir las células de las plantas y animales. En los últimos cuarenta años, la propuesta de Chatton se ha visto repetidamente reconocida. Actualmente todos los biólogos coinciden en que:

> las diferencias en la estructura celular que separan las bacterias y algas cianofíceas de todos los demás organismos celulares representa, probablemente, la mayor discontinuidad evolutiva que pueda encontrarse en el mundo actual.*

Esta distinción básica se aplica también en el sistema de los cinco reinos usado en este libro: el reino de los Moneras contiene los organismos *procariotas* y solamente los procariotas. Los organismos de los otros cuatro reinos son todos *eucariotas.*

Tanto en su estructura como en su comportamiento bioquímico, los procariotas y los eucariotas difieren en muchos más aspectos que la mera presencia o ausencia de núcleo celular (v. tabla 2). Tal como se puede observar comparando las ilustraciones del capítulo 1 con las de capítulo 2, las células procariotas tienen una estructura más simple (aunque su bioquímica no sea necesariamente más sencilla) que las células eucariotas y son de menor tamaño. El ADN de las células procariotas no se halla organizado en cromosomas. Por no estar combinado con proteínas, el ADN procariótico no se ve tan fácilmente en células teñidas como los cromosomas de las células eucariotas.

En fotomicrografías electrónicas de bacterias (v. cap. 1), el ADN se manifiesta

* R. Y. Stanier, E. A. Adelberg y M. Doudoroff, *The Microbial World,* 3.ª ed., Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, 1963.

**Tabla 2. Diferencias principales entre los procariotas y los eucariotas**

| Procariotas | Eucariotas |
|---|---|
| Por lo general, células pequeñas (1-10 µm). Todos son microbios. | Por lo general, células grandes (10-100 µm). Algunos son microbios; la mayoría son organismos grandes. |
| ADN en un nucleoide, no rodeado por una membrana. No hay cromosomas. | Núcleo rodeado por una membrana. Contiene cromosomas compuestos de ADN, ARN, y proteínas. |
| División celular directa. Principalmente por fisión binaria. No hay centríolos, huso mitótico ni microtúbulos.<br>Sistemas sexuales escasos; cuando hay algún intercambio sexual, el material genético es transferido de un donador a un receptor. | División celular según varias formas de mitosis. Hay un huso mitótico (o, como mínimo, algún tipo de ordenación de microtúbulos)<br>Sistemas sexuales frecuentes; igual participación de ambos sexos (masculino y femenino) en la fertilización. Alternación de formas haploides y diploides mediante la meiosis y la fertilización. |
| Formas multicelulares escasas. Sin desarrollo de tejido. | Los organismos multicelulares muestran un desarrollo extensivo de tejidos. |
| Muchas formas anaerobias estrictas (el oxígeno causa su muerte), anaerobias facultativas, microaerofílicas y aerobias. | Casi todos son aerobios (necesitan oxígeno para vivir); las excepciones son claramente modificaciones secundarias. |
| Grandes variaciones en las vías metabólicas del grupo. | Vías metabólicas de oxidación similares en el grupo (metabolismo de la glucosa) según la vía Embden-Meyerhof, oxidaciones según el ciclo de Krebbs, cadenas de transporte de electrones por citocromos. |
| Ausencia de mitocondrias; los enzimas para la oxidación de moléculas orgánicas están ligados a membranas celulares (no empaquetados separadamente). | Los enzimas para la oxidación de los ácidos orgánicos de tres carbonos están empaquetados en las mitocondrias. |
| Flagelos bacterianos simples, compuestos de la proteína flagelina. | Undulipodios complejos 9+2 compuestos de tubulina y otras proteínas. |
| En las especies fotosintéticas los enzimas para la fotosíntesis no están empaquetados separadamente, sino ligados a la membrana celular. Distintas vías de fotosíntesis aerobia y anaerobia, incluyendo la formación de productos finales como el azufre, el sulfato y el oxígeno. | En las especies fotosintéticas, los enzimas para la fotosíntesis están dentro de plástidos rodeados por una membrana. Todas las especies fotosintéticas tienen fotosíntesis oxigénica. |

como un área pálida y poco definida, llamada el *nucleoide bacteriano* y no está dotado de una membrana que lo separe del resto de la célula. Por su falta de cromosomas, la división procariótica no se realiza mediante mitosis sino que, a medida que una célula procariota va creciendo, el nucleoide se divide en fragmentos que se unen a puntos apartados de la membrana de la célula. Con el tiempo, la célula puede formar una nueva pared que la divide en dos (v. los Phyla M-2 y M-11, Bacterias fermentadoras y Aeroendosporas), o simplemente puede formar una constricción en el medio que separa las dos partes (v. el Phylum M-9, Bacterias aerobias fijadoras de nitrógeno).

Las células eucariotas contienen ciertos *orgánulos* relativamente grandes, algunos con membrana propia que los separa del citoplasma (v. fig. 1). Entre ellos se hallan las *mitocondrias,* corpúsculos ovoides especializados en producir energía por oxidación de compuestos orgánicos simples. Las mitocondrias se encuentran en casi todos los eucariotas, pero no en los procariotas. Las células de las plantas verdes y de las algas contienen uno o más *plástidos,* orgánulos envueltos por una membrana en los que, mediante un complejo sistema de membranas, clorofila y otros compuestos químicos, se efectúa la fotosíntesis. Por otro lado, en las bacterias fotosintéticas y en las algas cianofíceas, la clorofila y otros compuestos químicos fotosintéticos se encuentran en forma de pequeñas granulaciones sobre membranas no contenidas en plástidos. Esta característica, junto con otras (por ejemplo, el modo de división celular), refuerza el parentesco entre las cianofíceas y las bacterias. En la actualidad, muchos biólogos (y nosotras entre ellos) dan a las cianofíceas el nombre de cianobacterias, para resaltar su semejanza con las bacterias y su poca relación con las algas nucleadas y las plantas verdes, con quienes habían sido clasificadas anteriormente.

Las células de muchos organismos eucariotas (muchas plantas y la mayoría de protoctistas y animales) presentan una extensión extracelular a modo de flagelo llamado *undulipodio* (antes, *cilio* o *flagelo*) en algún momento de su ciclo vital. Todos los undulipodios están formados por haces de microtúbulos que, vistos transversalmente, muestran una característica simetría radial con nueve pares de haces (v. fig. 2). Una membrana ciliar (o undulipodial), que no es más que una extensión de la membrana celular, envuelve estos pares de haces. El mismo tipo de simetría radial en nueve pares de haces se halla también en los *cinetosomas* o *cuerpos basales,* estructuras de las que parece emerger el undulipodio, y en los *centriolos,* pequeños corpúsculos cilíndricos que en

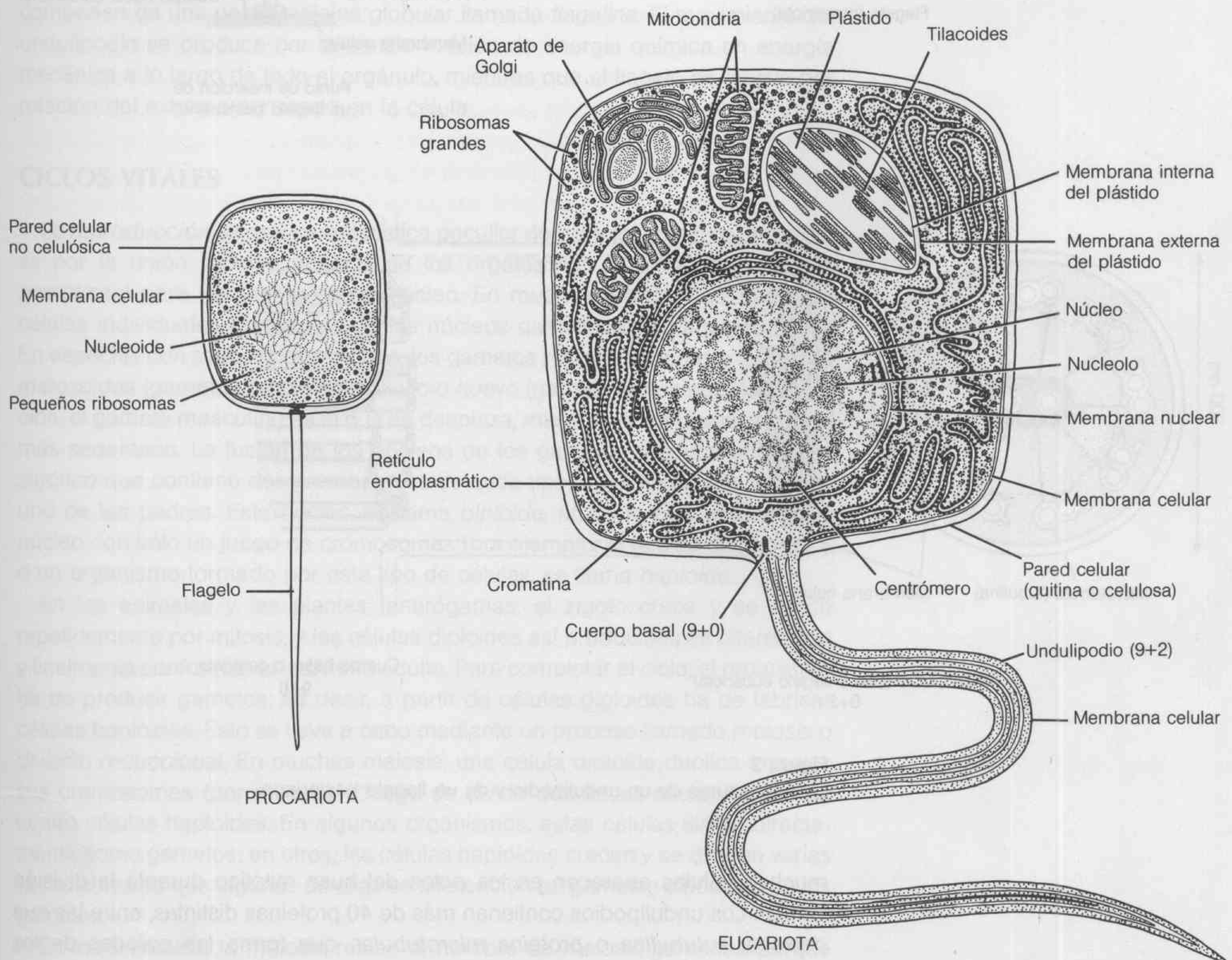



**Figura 1**
Estructura típica de las células procariotas y eucariotas, basada en microscopia electrónica. No todos los procariotas y eucariotas tienen todas las características que se muestran en la ilustración. Los términos «9+0» y «9+2» se refieren a las secciones transversales de los cuerpos basales y de los undulipodios, que se muestran en la figura 2.

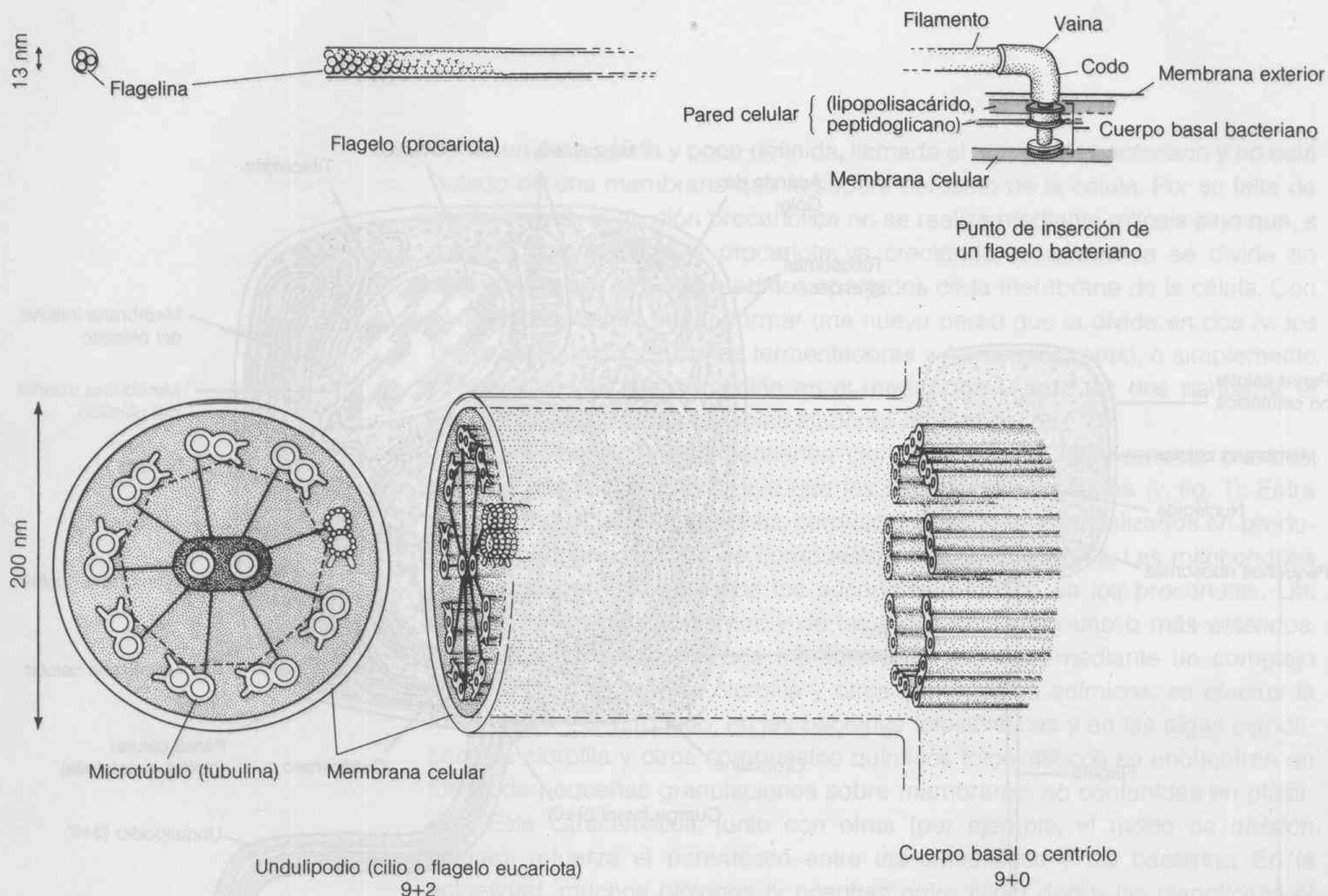



**Figura 2**
Las estructuras de un undulipodio y de un flagelo bacteriano.

muchas células aparecen en los polos del huso mitótico durante la división celular. Los undulipodios contienen más de 40 proteínas distintas, entre las que destaca la *tubulina* o *proteína microtubular*, que forma las paredes de los microtúbulos.

Muchas células procariotas poseen también extensiones largas y móviles, llamadas *flagelos*. Sin embargo, los flagelos no son undulipodios porque no están formados por microtúbulos y no tienen simetría radial en 9 pares. Las extrusiones flagelares son estructuras que atraviesan la pared celular y se

componen de una única proteína globular llamada *flagelina*. El movimiento del undulipodio se produce por la transformación de energía química en energía mecánica a lo largo de todo el orgánulo, mientras que el flagelo se mueve por rotación del extremo enraizado en la célula.

## CICLOS VITALES

La *reproducción sexual*, característica peculiar de los eucariotas, se caracteriza por la unión de dos núcleos de los organismos paternos *(los núcleos gaméticos)* para formar un nuevo núcleo. En muchos organismos, hay unas células individuales portadoras de los núcleos gaméticos, llamadas *gametos*. En especies con sexos diferenciados, los gametos reciben el nombre de *espermatozoides* (gameto masculino) y *óvulo* o *huevo* (gameto femenino). Por definición, el gameto masculino es el que se desplaza, mientras que el femenino es el más sedentario. La fusión de los núcleos de los gametos produce un *núcleo zigótico* que contiene dos cromosomas de cada tipo, uno procedente de cada uno de los padres. Este núcleo se llama *diploide*, en tanto que una célula o núcleo con sólo un juego de cromosomas (por ejemplo, el núcleo del gameto), o un organismo formado por este tipo de células, se llama *haploide*.

En los animales y las plantas fanerógamas, el zigoto crece y se divide repetidamente por mitosis, y las células diploides así producidas se diferencian y finalmente conforman el individuo adulto. Para completar el ciclo, el organismo ha de producir gametos: es decir, a partir de células diploides ha de fabricar células haploides. Esto se lleva a cabo mediante un proceso llamado *meiosis* o *división reduccional*. En muchas meiosis, una célula diploide duplica una vez sus cromosomas (por mitosis) y luego se divide dos veces sucesivas dando cuatro células haploides. En algunos organismos, estas células sirven directamente como gametos; en otros, las células haploides crecen y se dividen varias veces antes de que algunas de ellas se diferencien en gametos o núcleos de los gametos.

En los animales, la meiosis recibe el nombre de *meiosis gamética* porque precede inmediatamente a la producción de gametos. Después de la fusión de los gametos, el zigoto dará lugar al animal adulto, que se compone de células diploides. Algunas plantas, como los helechos (Phylum Pl-4, Filicinófitos) liberan esporas haploides producidas meióticamente por un organismo parental diploide, el *esporófito*. Las esporas, al crecer, forman plantas claramente distintas del

organismo paterno esporófito. Estas plantas haploides producen (sin meiosis) los gametos, y por ello reciben el nombre de *gametófitos.* Los gametos son de dos tipos: móviles y sin movimiento. Cuando un gameto móvil (espermatozoide) y un gameto inmóvil (huevo) se encuentran, se fusionan para formar un cigoto, del que se desarrollará el helecho esporófito, y con ello se completa el ciclo vital. En las plantas con flores (Phylum Pl-9, Angiospermófitos), la generación gametofítica consiste en unas pocas células (el saco embrional y los granos de polen) contenidas en la flor, la cual forma parte del organismo paterno esporófito. Los núcleos gaméticos se encuentran y fusionan en el interior de la flor y forman la semilla.

Aunque casi todos los hongos pueden reproducirse asexualmente liberando esporas producidas por uno sólo de los organismos paternos, muchos de ellos son también capaces de tener reproducción sexual. El tipo de reproducción sexual de los hongos es diferente del de las plantas y los animales. Las esporas de los hongos son haploides y generalmente se producen en cantidades muy numerosas (por ejemplo, *Calvatia gigantea* del Phylum H-3, Basidiomicetes, puede tener miles de millones de esporas). Las esporas se diseminan en el aire, y al llegar a un lugar con condiciones de humedad adecuadas empiezan a crecer y dividirse por mitosis, produciendo unos hilos largos, de la anchura de una célula, llamados *hifas.* Las células de una hifa pueden tener uno, dos o más núcleos, dependiendo de la especie de que se trate.

En los hongos que han alcanzado la madurez sexual, dos células de hifas adyacentes pueden *conjugarse,* es decir, pueden combinarse para formar una célula única *heterocariótica* que contiene como mínimo un núcleo haploide de cada hifa paterna (el vocablo griego *heteros* significa distinto). La conjugación es la fusión de partes de la célula en crecimiento, o de las células por entero, seguida por la migración de los núcleos de una célula a la otra, y no es exclusiva de los hongos. Por definición, la conjugación no implica la existencia de gametos undulipodiados, y en muchos casos las dos células, llamadas *conjugantes,* son aparentemente indistinguibles.

Las hifas de la mayoría de los hongos manifiestan un comportamiento peculiar en el apareamiento: sienten una atracción o repulsión por otras hifas sin que se pueda discernir alguna diferencia entre ellas, salvo este hecho de ser atraídas o repelidas, y se designan como hifas de signo + e hifas de signo –. En cualquier caso, los dos tipos de núcleos haploides reunidos en la célula heterocariótica no se fusionan inmediatamente, sino que la nueva célula producida y

sus núcleos se dividen por mitosis, originando hifas de células heterocarióticas. Es como si los núcleos «masculinos» y «femeninos» quisieran juntarse, sin decidirse a tomar la decisión final. De todos modos, dos núcleos procedentes de distintos padres finalmente se fusionan para formar un núcleo zigótico diploide. Esta fase es sumamente breve. El núcleo zigótico sufre inmediatamente una meiosis, llamada *meiosis zigótica,* y forma esporas haploides, completando así el ciclo vital.

El ciclo vital completo, en el que el número de cromosomas por núcleo se duplica por fusión nuclear o fertilización y luego se reduce a la mitad por meiosis, diferencia los tres reinos más complejos (las plantas, los animales y los hongos) de los otros dos (los moneras y los protoctistas). El ciclo vital de los moneras, carentes de núcleo y cromosomas, no incluye, evidentemente, fertilización ni meiosis. Sin embargo, algunos moneras tienen comportamiento «sexual» en un sentido amplio del concepto. Cuando dos bacterias de la misma especie entran en contacto, se forma un delgado y efímero puente entre ellas. A través de este puente una de las bacterias da una copia de parte de su ADN (cantidad que varía mucho, desde ser casi nula a ser prácticamente todo el ADN del donante). La bacteria receptora incorpora parte o todo el ADN recibido a su propio ADN. Como en la reproducción sexual de los eucariotas, este intercambio, llamado *conjugación bacteriana,* produce «descendencia» (la bacteria receptora) con más material que uno de los padres. No obstante, y contrastando con la situación general en los hongos, animales y plantas, la contribución genética de cada uno de los «padres» raramente es igual.

Otro modo por el que se obtienen bacterias nuevas, genéticamente distintas, es por *transducción.* Algunos virus, llamados *bacteriófagos transductores,* toman pequeñas cantidades del ADN de la bacteria huésped, que luego transmiten a subsiguientes células huésped. En la naturaleza, la transducción puede ser más importante que la conjugación en la transferencia de ADN entre bacterias.

Con el descontento de aquellos que desearían que la naturaleza se comportara de modo coherente, el ciclo vital de los protoctistas no se puede tipificar tan fácilmente como el de los otros cuatro reinos. Los protoctistas son seres eucariotas que no son animales, ni plantas, ni hongos. Son eucariotas unicelulares llamados *protistas,* y sus descendientes inmediatos, multicelulares. Debido a que es un grupo que reúne los restos de un sistema de clasificación, no es muy sorprendente que sus ciclos vitales sean extremadamente variados.

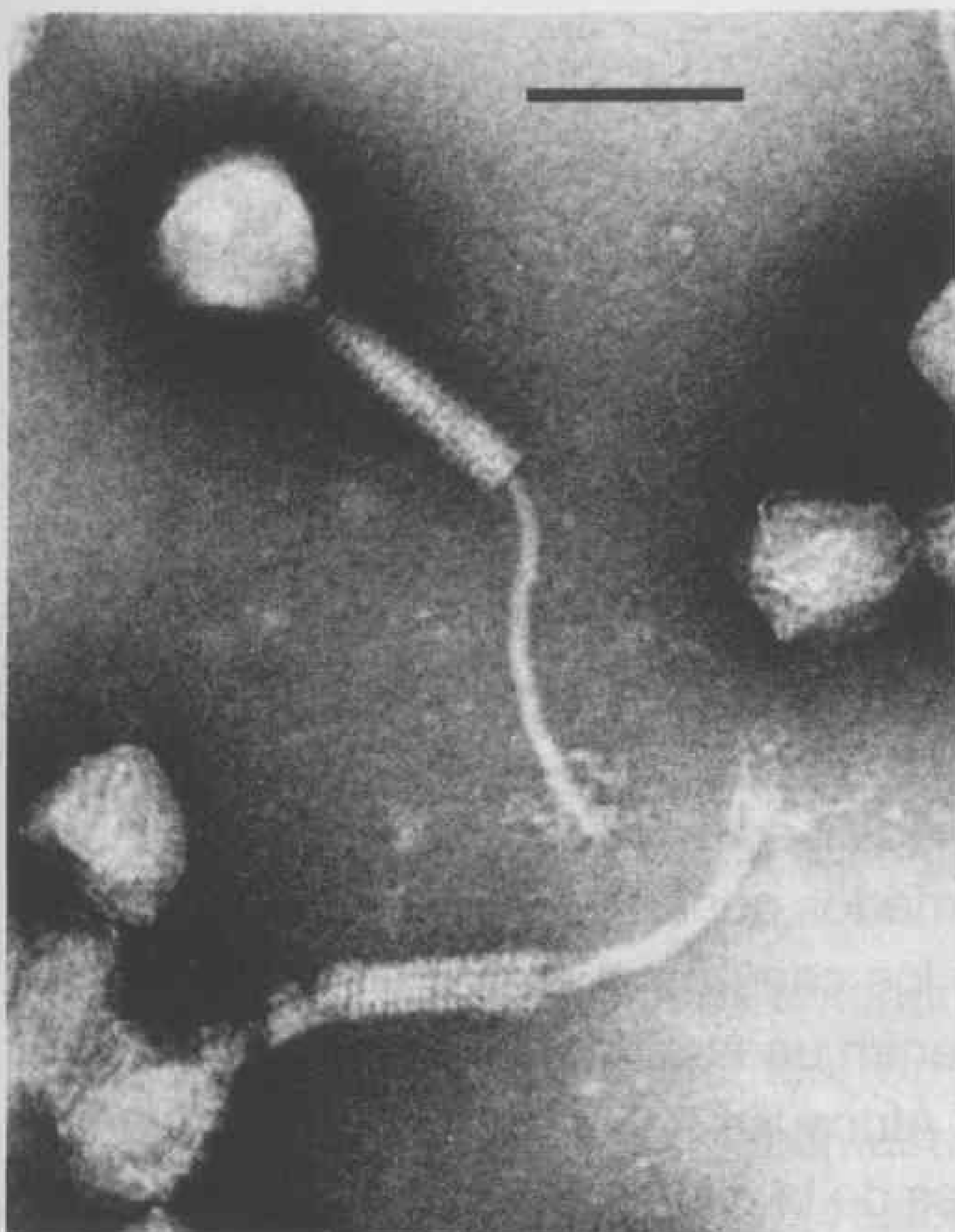
**Figura 3**
Arriba. Botulinum ϕ, un virus que ataca a *Clostridium botulinum*. Barra de referencia = 0,1 µm. Abajo, virus del mosaico del tabaco, que causa el marchitamiento de las hojas del tabaco. Barra de referencia = 1 µm. (Fotografías por cortesía de E. Boatman; dibujo de Botulinum de R. Golder; dibujo del VMT de M. Lowe.)

En algunos *phyla* protoctistas, los nuevos individuos se forman por procesos sexuales; en otros, por el contrario, sólo existe reproducción asexual. El ciclo de algunas algas feófitas (Phylum Pr-12, Feófitos) se parece mucho al de los helechos, con alternancia de individuos bien desarrollados tanto haploides como diploides. El ciclo vital de algunas algas rodófitas (Phylum Pr-13, Rodófitos) y de algunas algas clorófitas (Phylum Pr-14, Gamófitos) es más parecido al de los hongos, con reproducción sexual por conjugación, fusión nuclear seguida de inmediato por meiosis y una fase diploide muy breve. Las diatomeas (Phylum Pr-11, Bacillariófitos) y muchos quitridiomicetes (Phylum Pr-26, Quitridiomicetes) pasan la mayor parte de su ciclo vital en estado diploide, como los animales. Las amebas (Phylum Pr-3, Rizópodos), las algas crisófitas (Phylum Pr-4, Crisófitos) y los ameboflagelados (Plylum Pr-8, Zoomastiginos, Clase Esquizopirénidos) carecen totalmente de reproducción sexual. Prácticamente cualquier comportamiento reproductivo que funcione puede encontrarse entre los miembros de este reino.

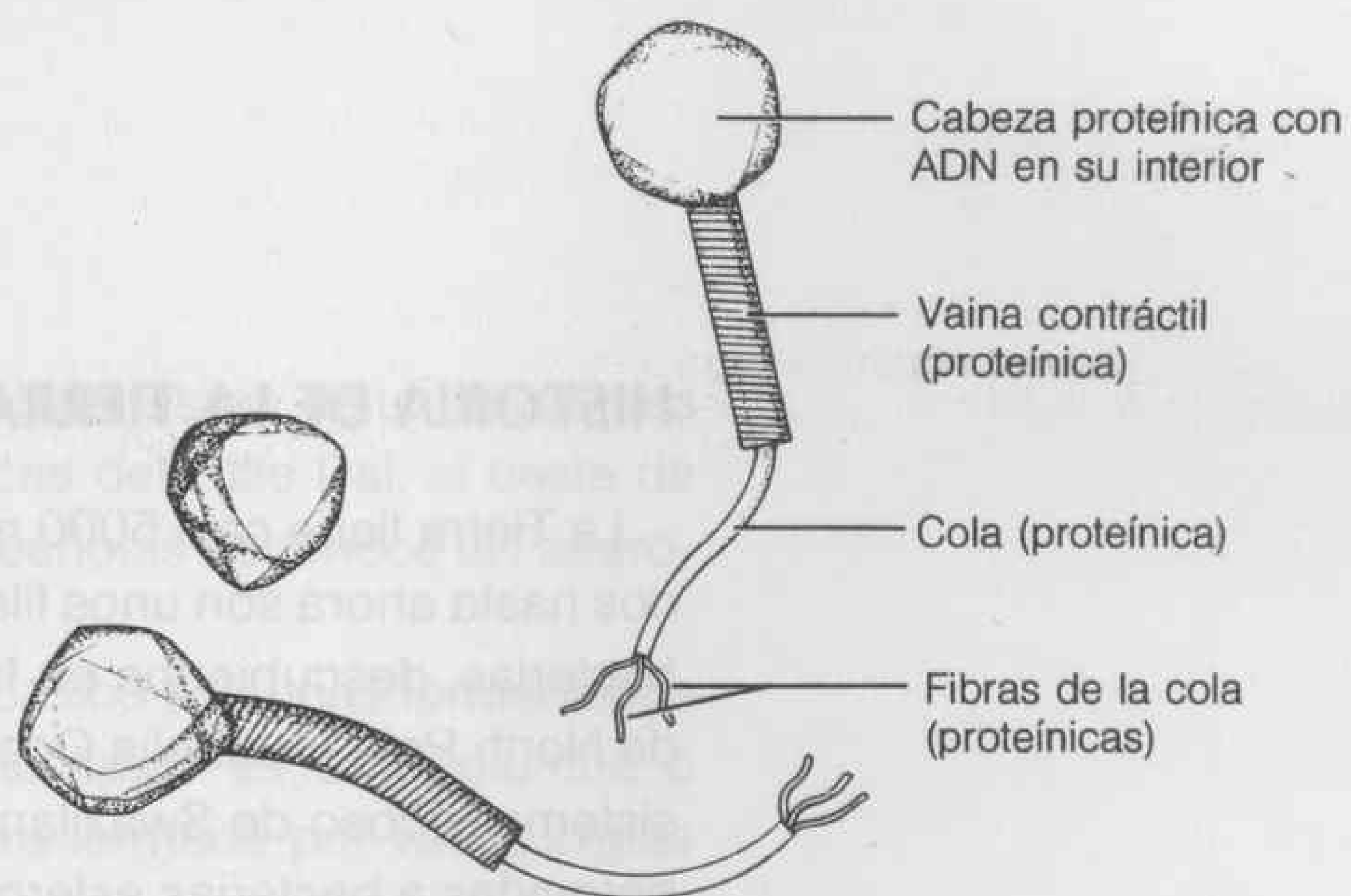
## LOS VIRUS

Los organismos de los cinco reinos citados son células, o se componen de células. Los virus, formas cuya pertenencia al mundo animado todavía se discute, no concuerdan con esta descripción (fig. 3). Con el ADN (o el ARN, ácido ribonucleico) envuelto por una capa de proteína, los virus son mucho menores que las células, y aunque son capaces de reproducirse, sólo pueden hacerlo dentro de una célula huésped y utilizando su maquinaria vital. Fuera de la célula huésped no pueden reproducirse, ni alimentarse, ni crecer. Algunos de ellos pueden incluso cristalizar, como los minerales, y de este modo sobrevivir durante años, hasta que entran en contacto con condiciones de humedad adecuadas y con sus células huésped particulares.

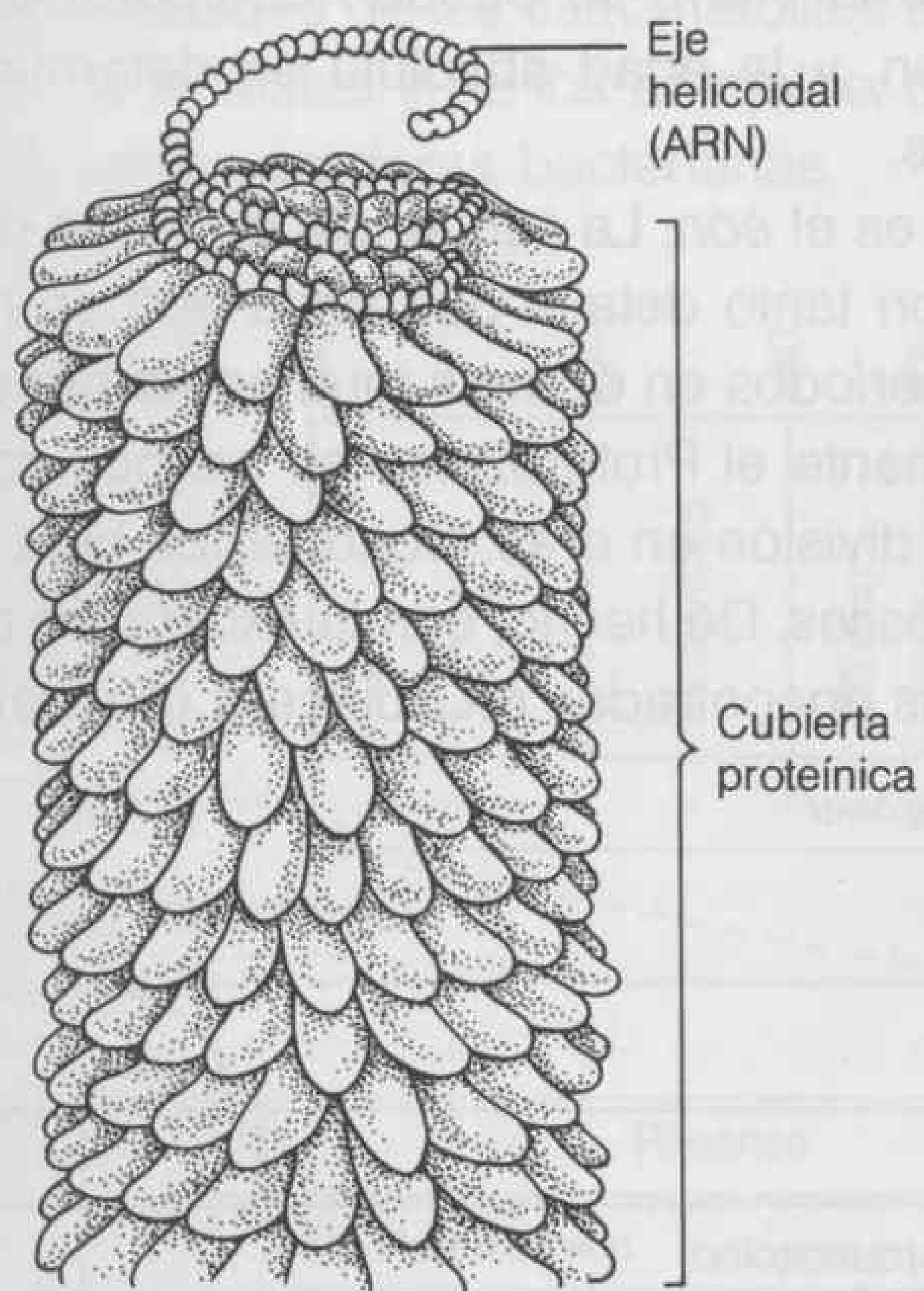
Probablemente los virus están más relacionados con sus células huésped que entre ellos. Podrían haberse originado como fragmentos de ácido nucleico que escaparon de las células y empezaron a replicarse por separado, utilizando siempre, de todos modos, las estructuras y compuestos químicos de sus células originarias. Entonces, los virus de la polio y de la gripe tienen una relación con el hombre y el virus del mosaico del tabaco (VMT) con el tabaco más fuerte que la relación que pueda existir entre estos virus.



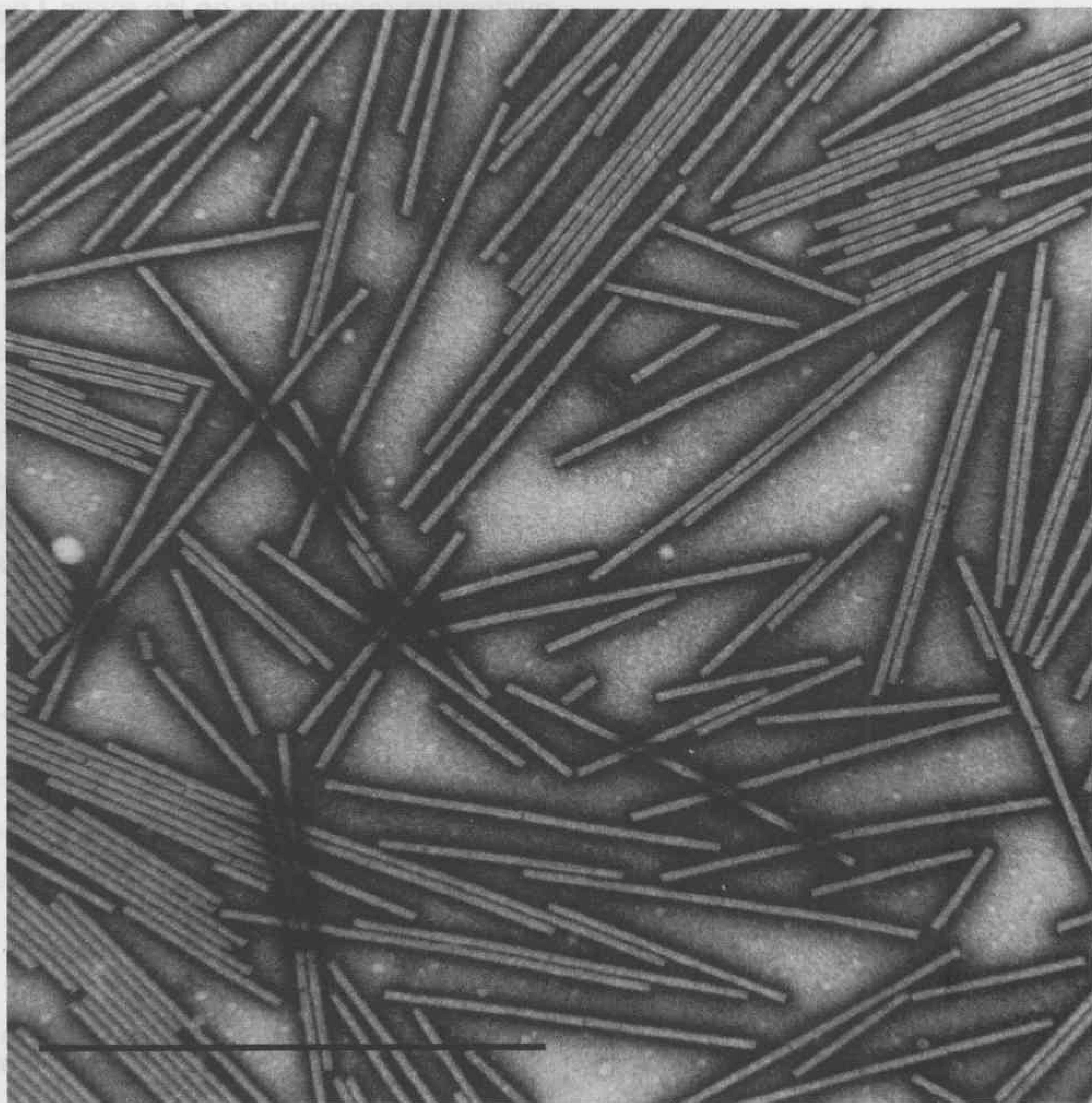


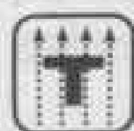


Cabeza proteínica con ADN en su interior
Vaina contráctil (proteínica)
Cola (proteínica)
Fibras de la cola (proteínicas)



Eje helicoidal (ARN)
Cubierta proteínica



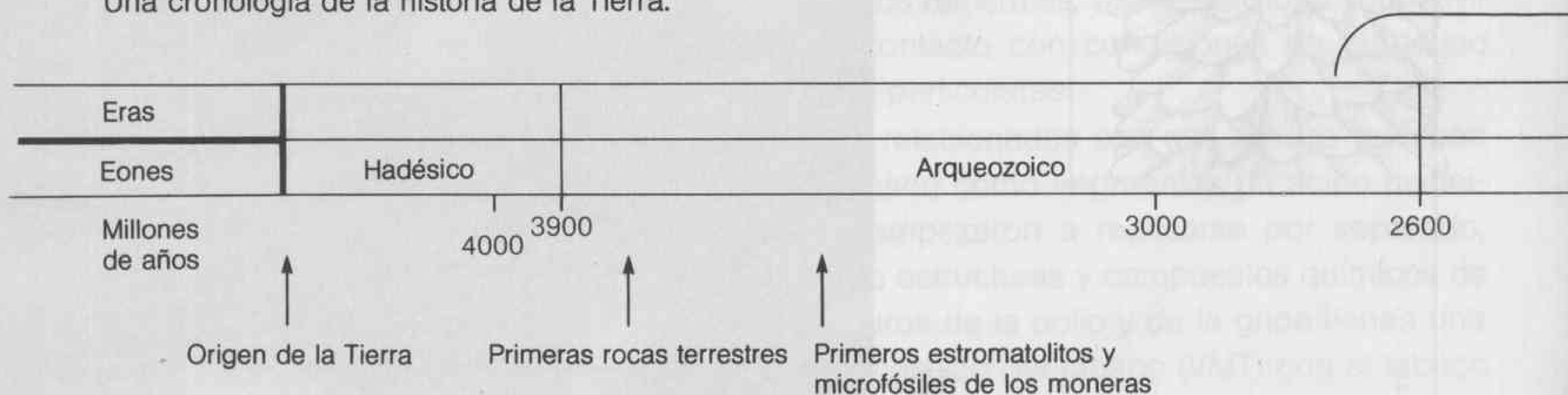


## HISTORIA DE LA TIERRA

La Tierra tiene casi 5000 millones de años. Los fósiles más antiguos encontrados hasta ahora son unos filamentos formados por unas estructuras parecidas a bacterias, descubiertos en las rocas de los campos auríferos de Pilbara, cerca de North Pole (Australia Occidental), y tienen unos 3500 millones de años. En el sistema rocoso de Swaziland, al sur de África, se han encontrado unas formas parecidas a bacterias esferoides en rocas de la misma edad. La Tierra, pues, ha albergado seres vivos durante la mayor parte de su historia. Casi todo lo que sabemos sobre la historia del planeta y la vida en él, lo hemos obtenido de evidencias registradas en las rocas. Los geólogos han desarrollado una cronología de esta historia a partir de la composición de las rocas, su orden de formación y los fósiles que contienen (fig. 4). Los estratos superiores de una secuencia de sedimentos intactos son considerados más recientes que los inferiores; estratos de distintos lugares de la Tierra se pueden equiparar por comparación de los fósiles que contienen, y la edad absoluta se determina mediante métodos de datación radiactivos.

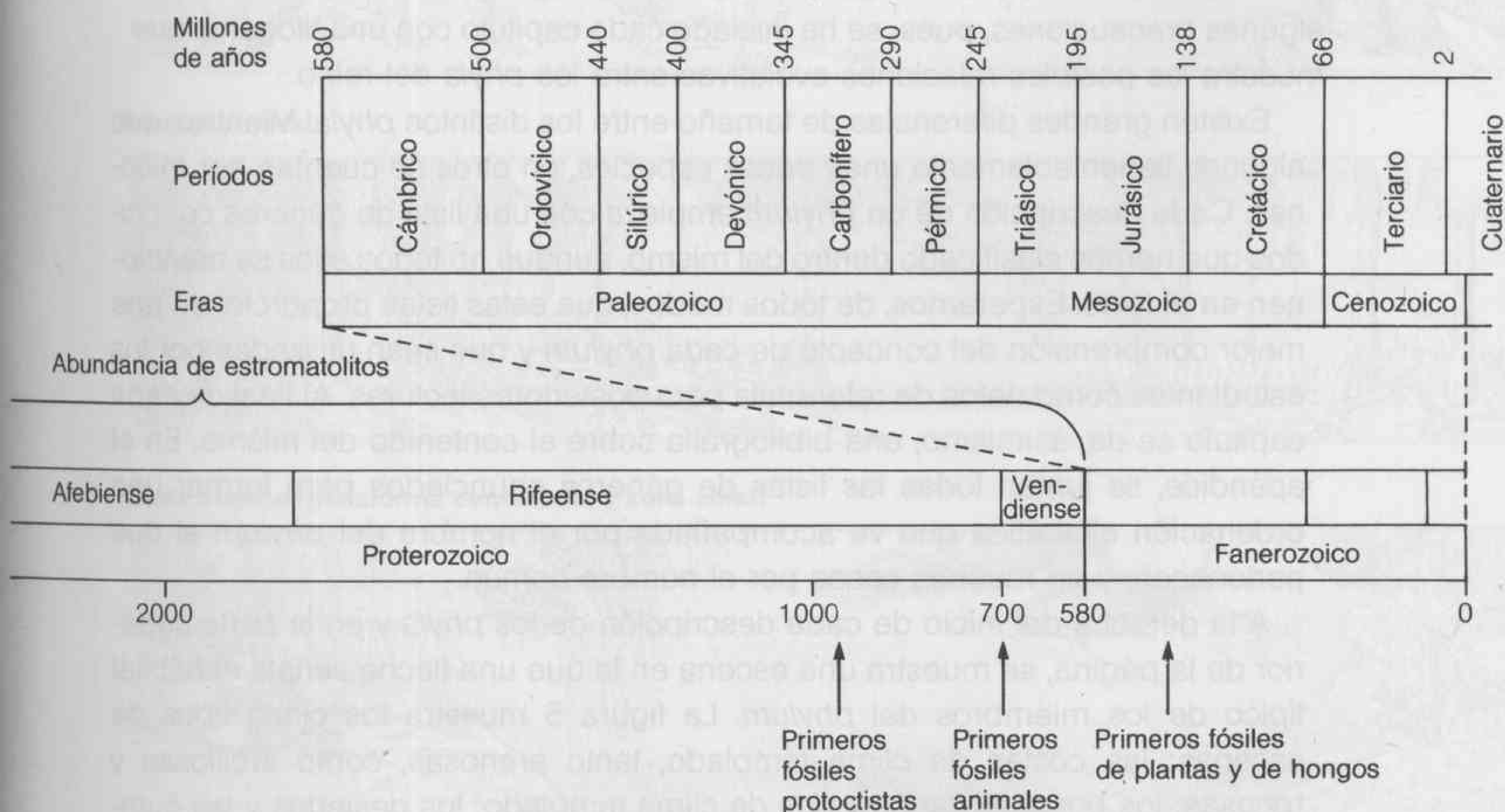
La mayor división del tiempo geológico es el *eón.* La secuencia de rocas del último eón, el Fanerozoico, se conoce con tanto detalle que cada eón se ha dividido en *eras,* éstas en *períodos* y los períodos en *épocas* (que no aparecen en la figura 4). De los otros eones, solamente el Proterozoico se conoce con suficiente detalle como para ensayar una división en eras. Conocemos bien el Fanerozoico gracias a la abundancia de fósiles. De hecho, con la excepción de algunas huellas de animales invertebrados encontradas en Ediacara (Australia

**Figura 4**
Una cronología de la historia de la Tierra.



Meridional) de finales del Proterozoico y de unas algas fósiles de unos cuantos miles de millones de años encontradas en las rocas del Little Dal, al oeste de Canadá, todo el registro fósil de los organismos eucariotas pertenece al Fanerozoico.

Los fósiles más abundantes anteriores al Fanerozoico son unas formaciones rocosas llamadas *estromatolitos*. Un estromatolito típico es una columna o cúpula de roca de algunos centímetros de anchura formada por varias capas horizontales que parecen ser los restos de un sedimento precipitado y consolidado por comunidades de microorganismos (bacterias y algas cianofíceas o cianobacterias). Comunidades como estas existen aún hoy en día, pero se hallan restringidas a ambientes muy aislados y de condiciones extremas como, por ejemplo, las salinas. En los eones Arqueozoico y Proterozoico eran las formas dominantes de vida. Así pues, durante 2500 millones de años como mínimo, el planeta fue territorio indiscutible del reino de los Moneras. Las comunidades de los estromatolitos sólo empezaron a declinar con el desarrollo de los protistas y de los animales, quienes debieron pastar vorazmente en las apetitosas praderas bacterianas.



## LECTURA DE ESTE LIBRO

Hemos reconocido y descrito 89 *phyla* (16 pertenecientes a los Moneras, 27 a los Protoctistas, 5 a los Hongos, 32 a los Animales y 9 a las Plantas). Los *phyla* se presentan según una ordenación de menor a mayor complejidad, orden que, presumiblemente, también refleja su historia evolutiva, de modo que los *phyla* más simples serían los primeros en haber evolucionado y los más complejos serían los más recientes. A pesar de ello, nada impide al lector hojear el libro según le convenga, y para ello encontrará en la introducción a cada capítulo una descripción de las características generales del reino tratado en el mismo.

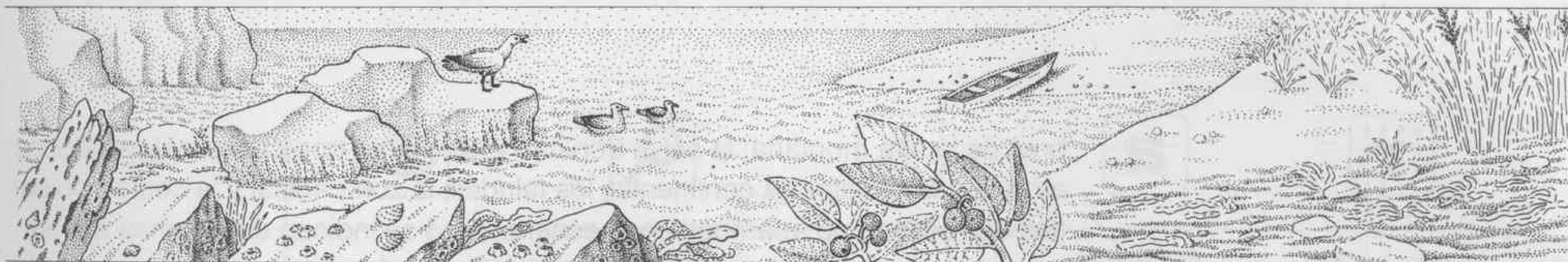
Como norma, los taxones mayores dentro de un reino determinado (los *phyla* y las clases) representan las divergencias evolutivas más antiguas, mientras que los taxones menores (género y especie) representan divergencias recientes. Sin embargo, no se puede establecer como regla absoluta, puesto que las relaciones evolutivas de muchos grupos todavía no se conocen con suficiente detalle. En muchos casos se agrupan organismos en un mismo taxon por tener en común algún carácter perceptible (por ejemplo, los filamentos en los Cnidosporidios, Phylum Pr-20), aunque su origen común no haya sido probado. Con algunas precauciones, pues, se ha iniciado cada capítulo con una filogenia que muestra las posibles relaciones evolutivas entre los *phyla* del reino.

Existen grandes diferencias de tamaño entre los distintos *phyla.* Mientras que algunos tienen solamente unas pocas especies, en otros se cuentan por millones. Cada descripción de un *phylum* empieza con una lista de géneros conocidos que hemos clasificado dentro del mismo, aunque no todos ellos se mencionen en el texto. Esperamos, de todos modos, que estas listas proporcionen una mejor comprensión del concepto de cada *phylum* y que sean utilizadas por los estudiantes como datos de referencia para posteriores lecturas. Al final de cada capítulo se da, asimismo, una bibliografía sobre el contenido del mismo. En el apéndice, se juntan todas las listas de géneros enunciados para formar una ordenación alfabética que va acompañada por el nombre del *phylum* al que pertenecen, y en muchos casos por el nombre común.

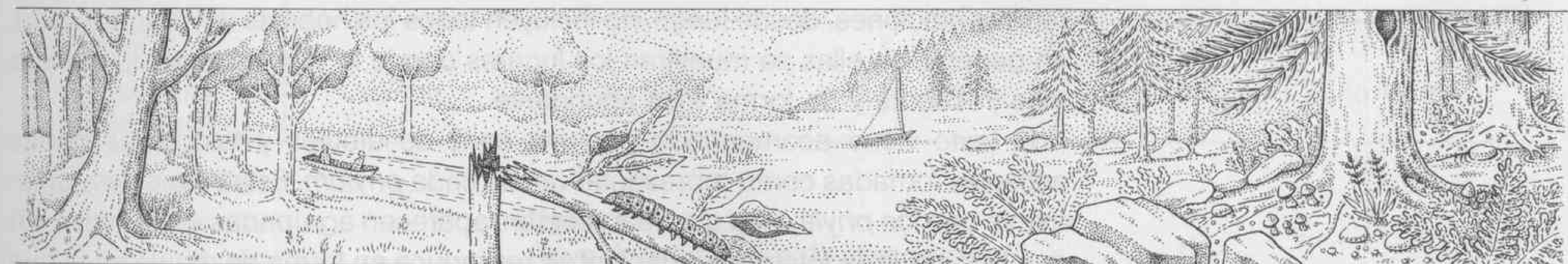
A la derecha del inicio de cada descripción de los *phyla* y en la parte superior de la página, se muestra una escena en la que una flecha señala el hábitat típico de los miembros del *phylum.* La figura 5 muestra los cinco tipos de escenas: las costas de clima templado, tanto arenosas, como arcillosas y rocosas: los bosques, lagos y ríos de clima templado; los desiertos y las cum-

**Figura 5**
Las cinco escenas utilizadas para designar los hábitats característicos.

**Costas (rocosas, arenosas y lodosas) de las regiones templadas**



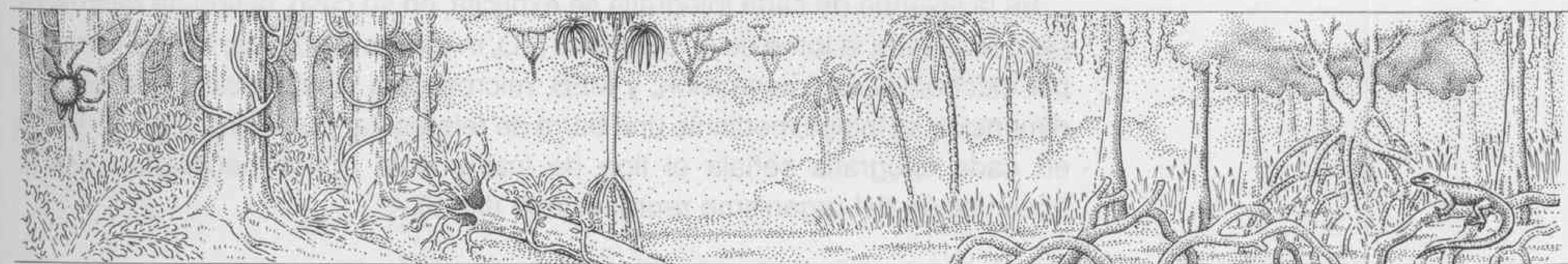
**Bosques, lagos y ríos de las regiones templadas**



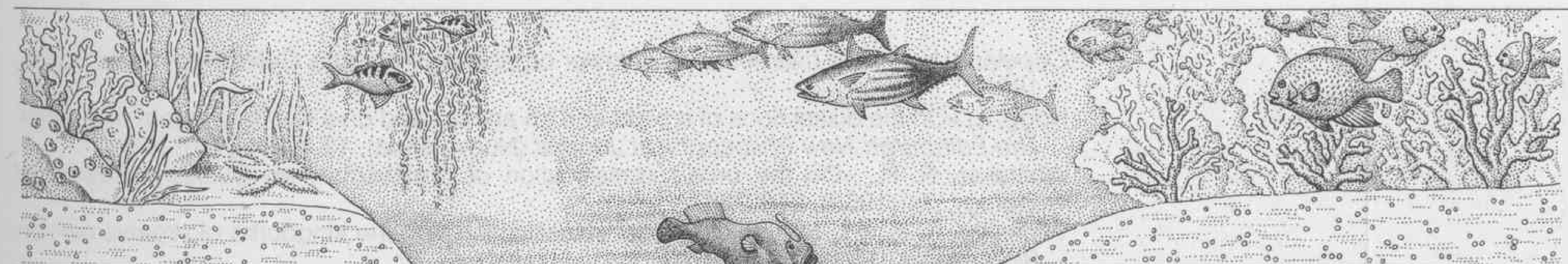
**Desiertos y alta montaña**



**Bosque tropical**



**Costa tropical, plataforma continental y zona abisal**



bres de la alta montaña; la selva tropical; y los mares tropicales, incluyendo los arrecifes, la plataforma continental, los taludes, la zona abisal y la costa tropical (las dos últimas no aparecen en la escena, pero se indican con flechas que señalan la parte inferior y superior del dibujo). En muchos casos, hay miembros de un *phylum* que no pueden incluirse en ninguna de las escenas ilustradas (estas representaciones, desde luego, no incluyen todos los hábitats del mundo), pero, en general, en ellas se muestran los lugares donde la vida se halla de manera más frecuente y de forma más abundante.

El texto viene acompañado por una serie de dibujos y fotografías de las especies tomadas como representativas de cada *phylum.* Estas especies, juntamente con los *phyla* a los que representan, aparecen agrupadas en el índice. En muchos *phyla,* la fotografía principal se reproduce en forma de dibujo en el que se señalan sus características más destacables. En el glosario, al final del libro, se ofrece una lista de términos científicos especializados.

Muchos de los organismos fueron fotografiados vivos, con la excepción de los fotografiados en el microscopio electrónico. La microscopia electrónica de transmisión debe efectuarse con muestras químicamente fijadas, embebidas en una matriz transparente y seccionadas de modo extremadamente fino. También la microscopia electrónica de barrido, que permite tener una visión tridimensional de la muestra, requiere normalmente la fijación (y consecuentemente, la muerte) de los organismos.

En la leyenda de cada fotografía se explicita, en su caso, el tipo de microscopia usada para la toma de la fotografía: MO, microscopia óptica; MET, microscopia electrónica de transmisión; y MEB, microscopia electrónica de barrido. La dimensión se indica mediante una barra de referencia; y un signo a pie de figura en cada fotografía señala el tipo de instrumento óptico necesario para la observación del organismo representado (fig. 6).

## Bibliografía

Copeland, H. F., *The classification of lower organisms,* Palo Alto, California, Pacific Books, 1956.

Hogg, J., «On the distinctions of a plant and an animal, and on a fourth kingdom of nature», *The Edinburgh New Philosophical Journal* (Nueva serie), 12 (1861), 216-225.

Whittaker, R. H., «On the broad classification of organisms», en *Quarterly Review of Biology,* 34 (1959), 210-226.

Whittaker, R. H., y L. Margulis, «Protist classification and the kingdoms of organisms», en *BioSystems* 10 (1978), 3-18.

| MÉTODO | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| INSTRUMENTO ÓPTICO | Simple vista | Lupa de mano | Microscopio óptico | Microscopio electrónico de barrido | Microscopio electrónico de transmisión |
| TAMAÑO DEL SUJETO EN METROS (aproximado) | $10^{-3}$-10 | $10^{-4}$–$10^{-2}$ | $10^{-6}$–$10^{-4}$ | $10^{-8}$–$10^{-2}$ | $10^{-9}$–$10^{-5}$ |

**Figura 6**
Clave de los métodos de observación.

pres de la alta montaña, la selva tropical y sabanas tropicales, incluyendo los arrecifes, la plataforma continental, los taludes, la zona abisal y la zona ropical (las dos últimas se aprecian en la escena, pero se indica con flechas que señalan la parte inferior y superior del dibujo). En muchos casos, los miembros de un phylum que no pueden incluirse en ninguna de las escenas ilustradas. Estas representaciones, desde luego, no incluyen todos los hábitats del mundo; pero, en general, en ellas se muestran los lugares donde la vida se halla de manera más frecuente y de forma más abundante.

El texto viene acompañado por una serie de dibujos o fotografías de las especies, tomadas como representativas de cada phylum. Estas especies, juntamente con los phyla a los que representan, aparecen agrupadas en el índice. En muchos phyla, la fotografía principal se reproduce en forma de dibujo en el que se señalan sus características más destacables. En el glosario, al final del libro, se ofrece una lista de términos científicos especializados.

Muchos de los organismos fueron fotografiados vivos, con la excepción de los fotografiados en el microscopio electrónico. La microscopía electrónica de transmisión debe efectuarse con muestras químicamente fijadas, embebidas en una matriz transparente y seccionadas de modo extremadamente fino. También la microscopía electrónica de barrido, que permite tener una visión tridimensional de la muestra, requiere normalmente la fijación (y consecuentemente, la muerte) de los organismos.

En la leyenda de cada fotografía se explicita, en su caso, el tipo de microscopía usado para la toma de la fotografía: MO, microscopía óptica; MET, microscopía electrónica de transmisión; y MEB, microscopía electrónica de barrido. La dimensión se indica mediante una barra de referencia, y un signo a pie de figura en cada fotografía señala el tipo de instrumento óptico necesario para la observación del organismo representado (fig. 6).

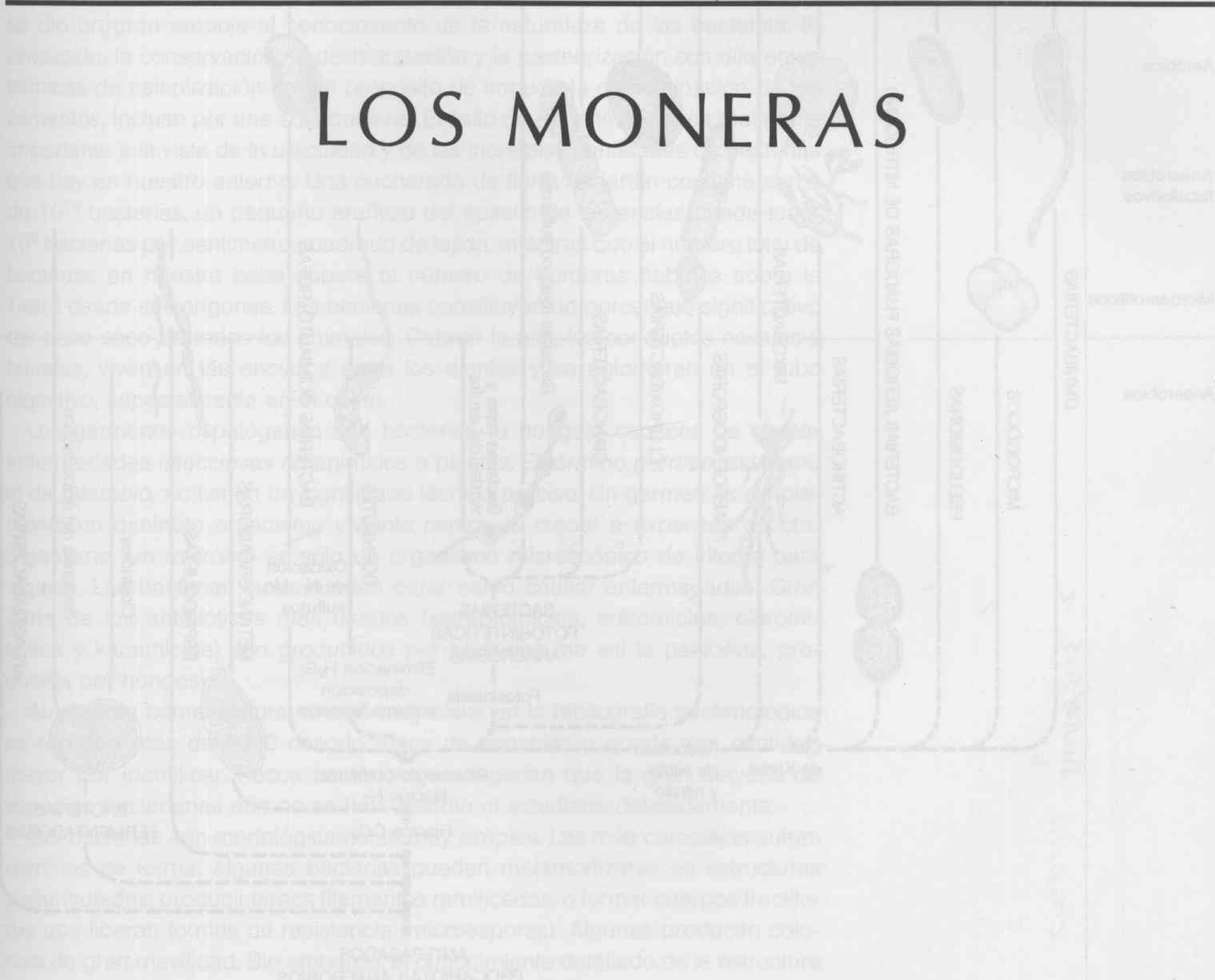
## Bibliografía


Copeland, H. F., *The classification of lower organisms*, Palo Alto, California, Pacific Books, 1956.
Hogg, J., «On the distinctions of a plant and an animal, and on a fourth kingdom of nature», *The Edinburgh New Philosophical Journal* (Nueva serie), 12 (1861), 216-225.
Whittaker, R. H., «On the broad classification of organisms», en *Quarterly Review of Biology*, 34 (1959), 210-226.
Whittaker, R. H., y L. Margulis, «Protist classification and the kingdoms of organisms», en *BioSystems*, 10 (1978), 3-18.

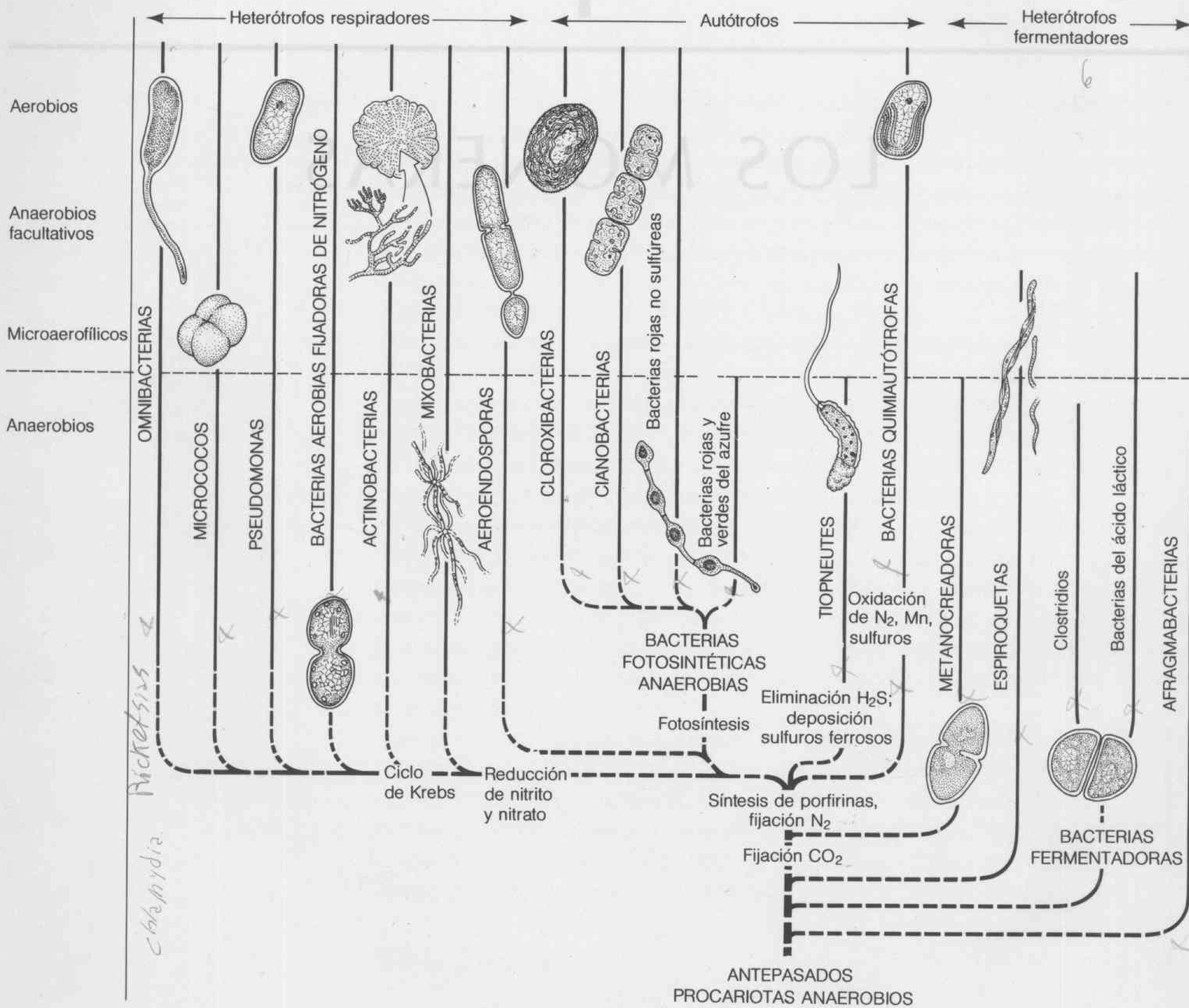
Agosto 19, 2003

CAPÍTULO

# 1



# LOS MONERAS


Heterótrofos respiradores
Autótrofos
Heterótrofos fermentadores
Aerobios
Anaerobios facultativos
Microaerofílicos
Anaerobios
OMNIBACTERIAS
MICROCOCOS
PSEUDOMONAS
BACTERIAS AEROBIAS FIJADORAS DE NITRÓGENO
ACTINOBACTERIAS
MIXOBACTERIAS
AEROENDOSPORAS
CLOROXIBACTERIAS
CIANOBACTERIAS
Bacterias rojas no sulfúreas
Bacterias rojas y verdes del azufre
TIOPNEUTES
BACTERIAS QUIMIAUTÓTROFAS
METANOCREADORAS
ESPIROQUETAS
Clostridios
Bacterias del ácido láctico
AFRAGMABACTERIAS
Oxidación de $N_2$, Mn, sulfuros
BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS ANAEROBIAS
Fotosíntesis
Eliminación $H_2S$; deposición sulfuros ferrosos
Ciclo de Krebs
Reducción de nitrito y nitrato
Síntesis de porfirinas, fijación $N_2$
Fijación $CO_2$
BACTERIAS FERMENTADORAS
ANTEPASADOS PROCARIOTAS ANAEROBIOS

# LOS MONERAS

Del griego, *moneres*, solitario

A pesar de su pequeño tamaño, las bacterias tienen un papel clave en aspectos tan fundamentales como la salud, la agricultura, los bosques y la misma existencia del aire que respiramos. Con la industria alimentaria moderna se dio un gran empuje al conocimiento de la naturaleza de las bacterias. El envasado, la conservación, la deshidratación y la pasteurización son diferentes técnicas de esterilización con el propósito de impedir la contaminación de los alimentos, incluso por una sola bacteria. El éxito de estas técnicas es realmente importante a la vista de la ubicuidad y de las increíbles cantidades de bacterias que hay en nuestro entorno. Una cucharada de tierra de jardín contiene cerca de $10^{10}$ bacterias, un pequeño arañazo del epitelio de las encías puede tener $10^9$ bacterias por centímetro cuadrado de tejido, mientras que el número total de bacterias en nuestra boca supera al número de hombres habidos sobre la Tierra desde sus orígenes. Las bacterias constituyen un porcentaje significativo del peso seco de todos los animales. Cubren la piel, los conductos nasales y bucales, viven en las encías y entre los dientes y se aglomeran en el tubo digestivo, especialmente en el colon.

Los gérmenes o patógenos son bacterias (u hongos) capaces de causar enfermedades infecciosas en animales o plantas. El término *germen,* así como el de *microbio,* no tienen un significado técnico preciso. Un germen es simplemente un diminuto organismo viviente capaz de crecer a expensas de otro organismo. Un microbio es sólo un organismo microscópico de interés para alguien. Las bacterias tanto pueden curar como causar enfermedades. Gran parte de los antibióticos más usados (estreptomicina, eritromicina, cloromicetina y kanamicina) son producidos por bacterias (no así la penicilina, producida por hongos).

Aunque su nomenclatura no está muy clara, en la bibliografía bacteriológica se recogen más de 5000 descripciones de especies y queda una cantidad mayor por identificar. Pocos bacteriólogos negarían que la gran mayoría de especies bacterianas aún no se han descrito ni estudiado detenidamente.

Las bacterias son morfológicamente muy simples. Las más complejas sufren cambios de forma: algunas bacterias pueden metamorfizarse en estructuras pedunculadas, producir largos filamentos ramificados, o formar cuerpos fructíferos que liberan formas de resistencia (microesporas). Algunas producen colonias de gran movilidad. Sin embargo, el conocimiento detallado de la estructura bacteriana difícilmente proporciona un mejor conocimiento de su función. En este aspecto, las bacterias son muy distintas de los animales y las plantas. Como sus diferencias radican principalmente en su metabolismo o vías químicas internas, muchas especies de bacterias sólo se pueden identificar por las transformaciones que causan. Un test universalmente aplicado es el desarrollado por el médico danés Hans Christian Gram (1853-1938) que diferencia las

bacterias que se colorean de púrpura mediante el test de Gram (llamadas grampositivas), de las que se tiñen de color rosado (llamadas gramnegativas), distinción que está basada en una diferente composición de la pared celular.

Las bacterias pueden efectuar un gran número de transformaciones químicas diferentes y son metabólicamente mucho más diversas que todos los eucariotas. A pesar de que algunas moléculas muy complicadas sólo son producidas por algunas plantas y hongos, los procesos biosintéticos y metabólicos (la química de la reproducción y de la producción de energía) de las células vegetales y fúngicas presentan un destacable parecido. Los animales y los protoctistas tienen aún menor variación. En resumen, el metabolismo de los eucariotas es bastante uniforme: sigue las vías fundamentales de fotosíntesis, respiración, degradación de la glucosa y síntesis de ácidos nucleicos y proteínas. Algunas plantas y hongos presentan «variaciones de virtuosismo metabólico» pero el modelo básico no se altera. Las bacterias, por el contrario, no sólo son muy distintas de los eucariotas, sino también entre ellas.

El trabajo de la mayor parte de los microbiólogos se relaciona estrechamente con el papel de las bacterias en la salud y la enfermedad. La función de las bacterias en el medio ambiente ha sido mucho menos estudiada, pero es igualmente importante. Las bacterias producen y extraen todos los gases reactivos principales de la atmósfera de la Tierra: nitrógeno, óxido nitroso, oxígeno, dióxido de carbono, monóxido de carbono, hidrógeno, metano, amonio y varios gases que contienen azufre. Los protistas y las plantas también realizan intercambios de gases con la atmósfera, pero ninguno es distinto de los de los procariotas. En cambio, muchas reacciones importantes sólo son catalizadas por bacterias.

Hay una diferencia profunda entre el suelo de la Tierra y el regolito (partículas sueltas de roca) de la superficie de Marte y de la Luna. Marte y la Luna son, por supuesto, muy secos y tienen una atmósfera mucho más reducida que la de la Tierra; pero el suelo y el regolito difieren en otras propiedades, además del contenido en agua. La superficie de la Tierra (el suelo y los sedimentos) es rica en compuestos orgánicos complejos. Unos son muy resistentes, como los taninos, la lignina y la celulosa, y otros son más metabolizables, como los azúcares, el almidón, los compuestos orgánicos del fósforo y las proteínas. Todos estos compuestos orgánicos son los productos de la quimiosíntesis o la fotosíntesis, procesos que usan energía química o luminosa del Sol para convertir el dióxido de carbono del aire en los compuestos orgánicos de la biosfera y, finalmente, en los sedimentos ricos en compuestos orgánicos de los que obtenemos el petróleo y el carbón. En realidad, el suelo y las rocas de la Tierra tienen una cantidad cien mil veces mayor de materia orgánica que las formas vivas.

La quimiosíntesis, producción de materia orgánica a partir de compuestos inorgánicos por medio de energía química, se halla restringida a ciertos grupos

de bacterias. La fotosíntesis se atribuye a menudo sólo a las plantas, olvidando que muchas bacterias también fotosintetizan. La quimiosíntesis y la fotosíntesis son dos formas de nutrición autótrofa en las que los elementos nutritivos y la energía se obtienen de fuentes inorgánicas. En el modo de nutrición alternativo, la heterotrofia, se obtienen los elementos nutritivos y la energía de sustancias orgánicas ya formadas, tanto de organismos vivos como muertos. Muchas bacterias fotosintéticas se parecen a las plantas en que convierten el dióxido de carbono y agua en materia orgánica y oxígeno; pero algunas bacterias se diferencian de ellas porque pueden realizar la fotosíntesis de modo distinto (por ejemplo, utilizando el ácido sulfúrico en lugar del agua). La fotosíntesis y la quimiosíntesis bacteriana son absolutamente necesarias para reciclar los elementos y compuestos de los que depende toda la biosfera, incluyéndonos, evidentemente, a nosotros mismos.

La noción de la cadena trófica, empezando por las plantas, siguiendo por los herbívoros y terminando con los carnívoros es muy simplista. El zooplancton de los océanos se alimenta de los protistas, que a su vez se alimentan de bacterias; las bacterias descomponen los cuerpos de los animales y algas, liberando de nuevo hacia el medio sustancias como el nitrógeno y el fósforo necesarias para el crecimiento del fitoplancton. Las bacterias facilitan las cadenas alimenticias o, mejor, las redes tróficas, transformando la materia inorgánica en compuestos orgánicos complejos y también sirviendo de alimento a otros organismos. Si las bacterias se extinguieran, la vida sobre la Tierra se terminaría más rápidamente que si los animales y las plantas desaparecieran. En realidad, hay razones de peso para creer que la vida en nuestro planeta medró durante largo tiempo antes de que aparecieran los tres reinos más complejos. En las siguientes descripciones de los *phyla* de los Moneras se expondrán algunos ejemplos de nuestra dependencia de las bacterias.

Las bacterias tienen una historia antigua y noble. Fueron, probablemente, los primeros organismos vivos y, dejando aparte el tamaño, han dominado la vida en la Tierra a través de los tiempos. La más antigua evidencia fósil de bacterias se remonta a cerca de 3400 millones de años, mientras que la evidencia más antigua de animales es de hace unos 700 millones de años, y de las plantas y hongos, de hace unos 470 millones de años. La prueba más antigua de la existencia de protoctistas es más insegura pero, probablemente, no sobrepasen los 1000 millones de años. Es bien sabido que, hace 2000 millones de años, las cianobacterias (procariotas fotosintéticos que liberan oxígeno, anteriormente llamadas algas cianofíceas [Phylum M-7]) realizaron uno de los mayores cambios que ha sufrido el planeta: el incremento de la concentración de oxígeno atmosférico desde un porcentaje inferior al 1 % a cerca del 20 %. Sin esta concentración, ni los hombres ni los otros animales habrían evolucionado.

Las bacterias, como grupo, son los seres vivos más resistentes. Pueden

sobrevivir durante años a temperaturas bajísimas, o incluso superar la congelación total. Algunas especies habitan en manantiales de aguas hirvientes y otras sobreviven, incluso, en ácidos calientes. Por medio de las esporas, partículas vivas que contienen como mínimo una copia de todos los genes de una bacteria, pueden tolerar la desecación total. Las bacterias son los primeros pobladores e invasores de nuevos hábitats como, por ejemplo, tierras incendiadas o islas de reciente aparición. Son capaces de vivir en las grandes profundidades oceánicas y en las capas más altas de la atmósfera, aunque no se conoce ningún organismo (ni tan sólo la bacteria más resistente) que complete su ciclo vital suspendido en la atmósfera.

Algunas de las actividades de las bacterias solamente se conocen muy superficialmente. Por ejemplo, la incorporación de metales como el manganeso y el hierro a nódulos en las profundidades marinas o lacustres posiblemente se halla favorecida por la acción de las bacterias; también parece ser que los estromatolitos (depósitos calizos estratificados) se formaron por la acción apresadora y cementadora de comunidades bacterianas, especialmente de cianobacterias; incluso el oro en las minas surafricanas se encuentra junto a rocas con alto contenido en carbono orgánico. En Witwatersrand, los mineros encuentran el oro, depositado según parece hace más de 2500 millones de años, siguiendo la pista del «carbon leader». Probablemente, el carbono sea de origen microbiológico. Otros elementos como el cobre, el cinc, el plomo, el hierro, la plata, el manganeso y el azufre parecen haber sido concentrados en depósitos minerales por procesos biogeoquímicos relacionados con el crecimiento y la actividad metabólica bacteriana.

Todas las bacterias se reproducen asexualmente. Aunque hay casos de bacterias producidas por donación desigual de material génico por parte de los dos «padres», no se conoce realmente la extensión de la sexualidad bacteriana en la naturaleza. Ello es debido, en parte, a que todavía no se conoce bien la diversidad bacteriana y, en parte, a que, con las bacterias, así como con la mayoría de los organismos, la vida sexual es un tema de estudio sumamente evasivo. Los genes pueden también ser transferidos de una bacteria a otra por medio de los virus. Algunas bacterias incluso segregan ADN. No se sabe con seguridad si este comportamiento es parte de la sexualidad bacteriana en la naturaleza, Sin embargo, en el laboratorio, el ADN excretado por una bacteria es recogido por otra y usado en la formación de individuos genéticamente nuevos.

Por su gran ubicuidad, no hay comunidades de organismos vivos en todo el globo que carezcan de bacterias pero, por otro lado, pocos son los lugares donde éstas sean dominantes. Algunos hábitats exclusivamente bacterianos, muy a menudo situados en regiones no templadas son los acantilados rocosos, el interior de ciertas rocas carbonatadas y los cienos anóxicos. Quizá los más espectaculares sean los fangos calientes del parque de Yellowstone, en Wyo-

ming, y las salinas y las aguas poco profundas de las zonas tropical y subtropical. Muchas de estas bahías y marismas están cubiertas por capas microbianas, estructuras compactas más o menos planas que se extienden sobre el suelo o sobre el agua superficial y que se han formado por el crecimiento y la actividad metabólica de microbios, principalmente cianobacterias. Mediante la incorporación de trocitos de arena, carbonato y otras partículas, estas comunidades pueden crecer hasta ser una manifestación patente de actividad biológica.

Excepto estos ambientes extremos donde abundan las capas bacterianas o los manantiales de agua caliente, los eucariotas son los organismos dominantes del paisaje, al menos a simple vista. Sin embargo, un examen microscópico de cualquier bosque, charca, margen de río, chaparral u otro hábitat aparentemente dominado por eucariotas nos revelaría la abundante existencia de procariotas. No hay otros organismos capaces de superar su actividad y potencia para un rápido y descontrolado crecimiento. Cuando los técnicos ambientales deploran la destrucción de los hábitats por la contaminación, normalmente están pensando en la pérdida de peces, aves y mamíferos. Si en lugar de ello simpatizaran con las bacterias y cianobacterias, considerarían la eutrofización de un lago, por ejemplo, como un signo de florecimiento de la vida.

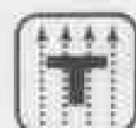
Los bacteriólogos no han adecuado su taxonomía y nomenclatura a la de los otros biólogos. Así, varias de nuestras agrupaciones difieren inevitablemente de las encontradas en manuales estándares de referencia como el *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology.* Nuestras innovaciones tienden a hacer el nivel conceptual de *phylum* igualmente comparable en los cinco reinos. Según nuestra opinión, ello no se ha realizado nunca con anterioridad. Hemos reconocido 16 *phyla* (menos que en los animales o protoctistas, pero más que en las plantas y los hongos). Estos *phyla* agrupan bacterias con características claramente distinguibles, tanto morfológicas como metabólicas. Cuando disponemos de información sobre su historia evolutiva, hemos tratado de mantener juntos a los grupos naturales. De todos modos, se conoce tan poco la historia de las bacterias que nuestros *phyla* son, en general, francamente pragmáticos. Algunos grupos, considerados como *phyla* en esta obra, han sido denominados con nombres descriptivos familiares, cuando éstos eran concisos y adecuados. Otros grupos han recibido nombres nuevos como, por ejemplo, las Afragmabacterias (M-1), los Tiopneutes (M-4), las Metanocreadoras (M-5), las Cloroxibacterias (M-8), las Aeroendosporas (M-11) y las Omnibacterias (M-14).

La clasificación en tipos de hábitat es, en este capítulo, notablemente arbitraria debido a que muchas de las bacterias pueden hallarse tanto en huéspedes animales y vegetales, como en el suelo o el agua dentro de una serie inmensa de diferentes hábitats o localidades. Aún falta estudiar mucho sobre la historia natural y la ecología de las bacterias para poder decir alguna cosa sobre su distribución y cuantificación en los distintos ecosistemas de la Tierra.

# M-1 Afragmabacterias

Del griego, *a*, sin; *phragma*, cercado, valla.

*Acholeplasma*
*Anaplasma*
*Bartonella*
*Cowdria*
*Ehrlichia*
*Mycoplasma*
*Spiroplasma*
*Thermoplasma*
*Wolbachia*



**A** *Mycoplasma pneumoniae,* que vive en células humanas y causa un tipo de neumonía. MET, microscopía de fondo oscuro, barra de referencia = 1 µm. (Cortesía de E. Boatman.)

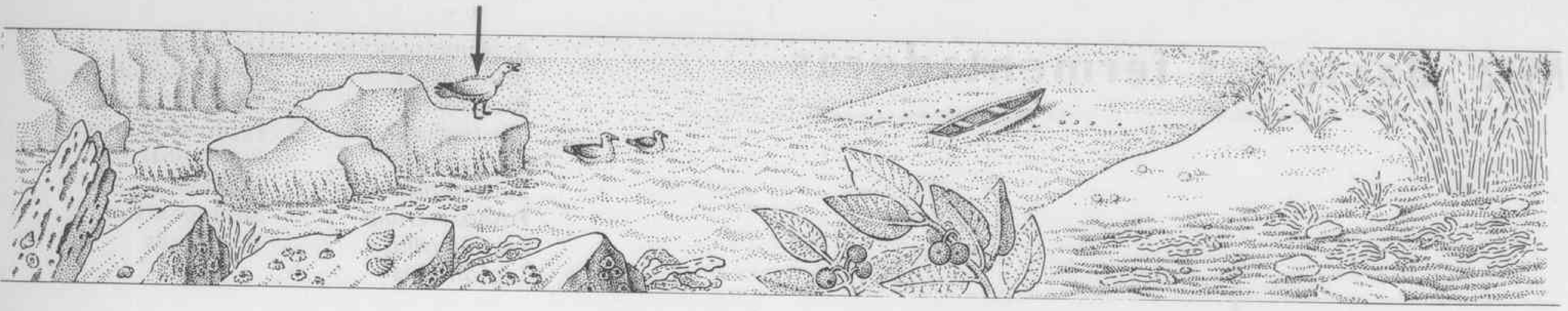
Las paredes celulares de muchas bacterias contienen polisacáridos, cuya composición varía entre las diferentes especies bacterianas. En la pared celular, las largas moléculas de los polisacáridos están unidas a moléculas cortas polipeptídicas, las cuales, como las proteínas bien desarrolladas, contienen nitrógeno, además de carbono, hidrógeno y oxígeno. Por el contrario, las afragmabacterias están envueltas por una única membrana de tres capas compuesta por moléculas lipídicas e hidrocarbonatadas que sólo se disuelven en medios orgánicos como el alcohol, el tetracloruro de carbono y la acetona. Las afragmabacterias son incapaces de sintetizar polisacáridos, como el ácido murámico y el ácido diaminopimélico, que forman las paredes de todas las demás bacterias. Por carecer de pared celular, son resistentes a la penicilina y a otros fármacos afines que inhiben el crecimiento de la pared celular.

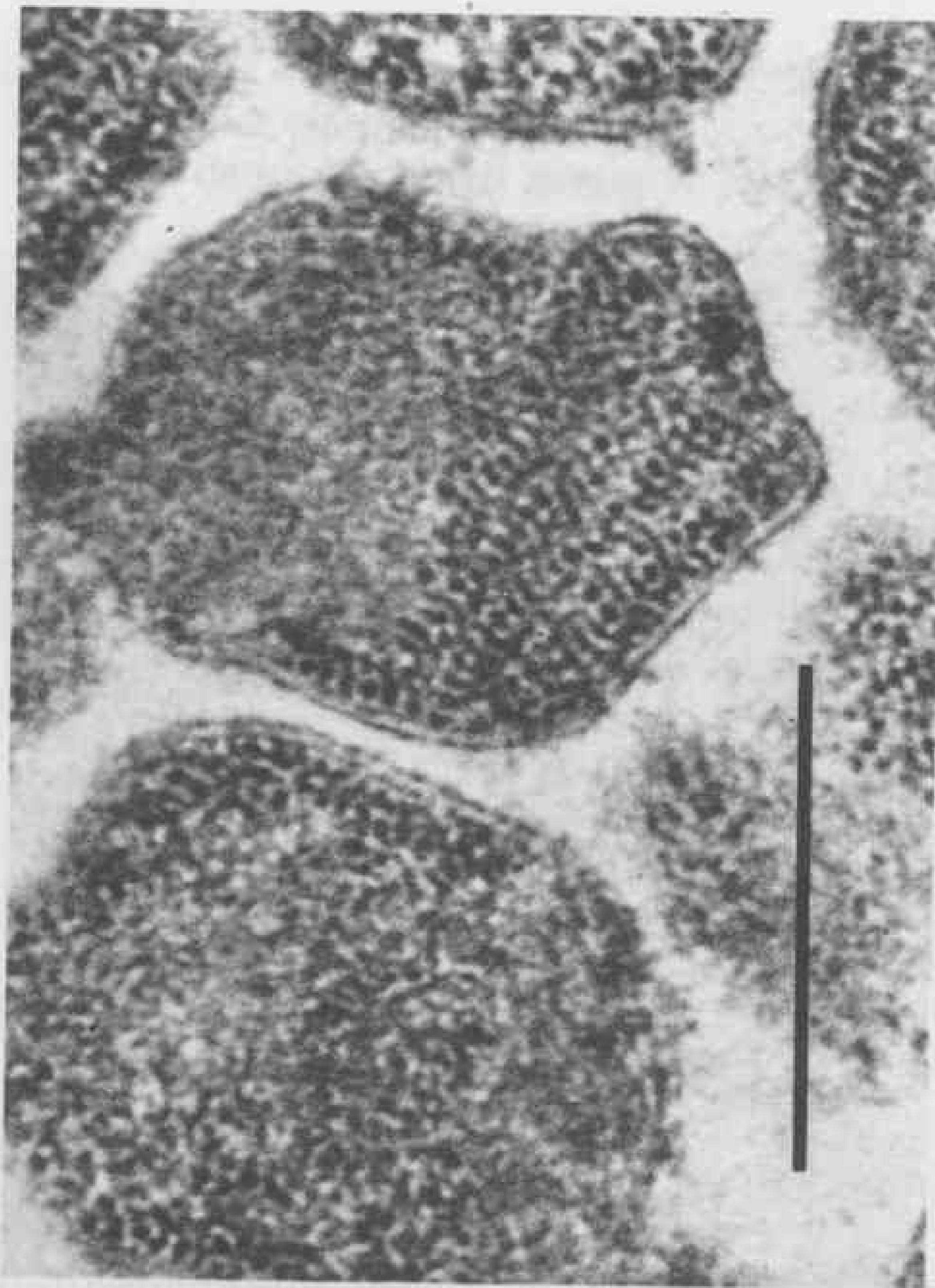
Algunas afragmabacterias tienen un diámetro inferior a 0,2 µm e incluso no son observables con los mejores microscopios ópticos. Sus formas son variables: gótulas irregulares, filamentos o, también, estructuras ramificadas que recuerdan diminutas hifas fúngicas.

Su modo de reproducción no está aún dilucidado. En algunas afragmabacterias parece que se forman unas pequeñas estructuras cocoides en el interior de las células que quedan liberadas al desintegrarse el organismo paterno. Otras parece que forman yemas que darán lugar a nuevos organismos. Algunas se reproducen, aparentemente, por fisión binaria, es decir, por división de la célula en dos mitades aproximadamente iguales. En placas de agar-agar, las afragmabacterias forman típicas colonias pequeñas parecidas a un huevo frito, con el centro oscuro y la periferia más clara.

Muchas especies bien estudiadas producen enfermedades en mamíferos y aves. Algunas pocas han sido estudiadas fuera de sus huéspedes y entre ellas la mayor parte necesita un medio de cultivo muy complicado, con esteroides como, por ejemplo, el colesterol. Estos compuestos lipídicos, producidos por muchos y requeridos por todos los eucariotas, se encuentran muy raramente en los procariotas. Sin embargo, en las afragmabacterias del género *Mycoplasma,* el colesterol constituye más del 35 % del contenido lipídico de la membrana. Esta es una cantidad extremadamente grande para una bacteria y es posible que represente la herencia de una larga asociación biológica entre el género *Mycoplasma* y los tejidos animales ricos en lípidos. Todas las cepas cultivadas hasta el momento requieren ácidos grasos de cadena larga (lípidos) para su crecimiento. Muchas de ellas fermentan la glucosa (un azúcar) o la arginina (un aminoácido) y producen normalmente ácido láctico y algo de ácido pirúvico como resultado de la fermentación.

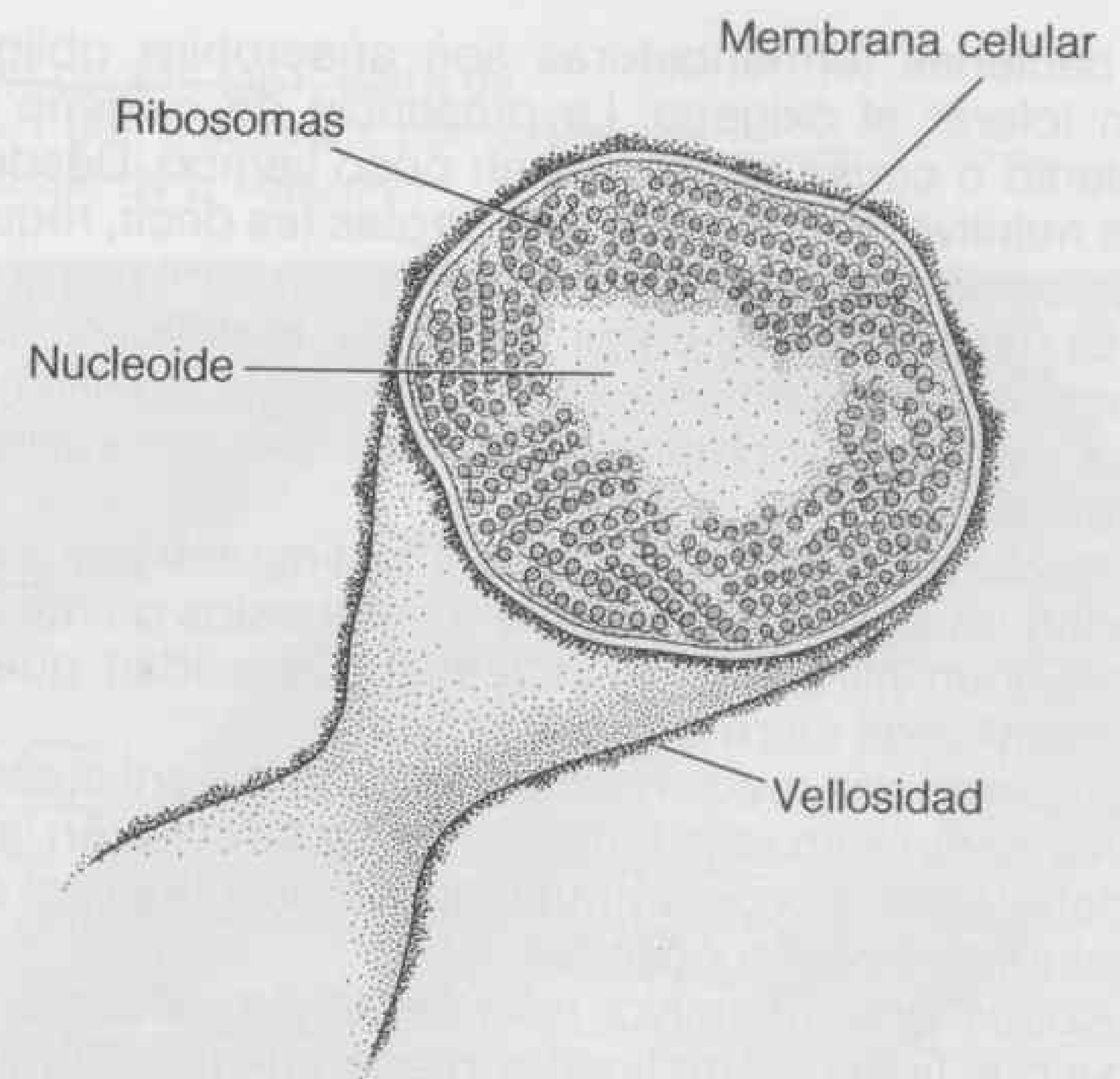
Los mycoplasmas son importantes desde el punto de vista social y económico porque son la causa de ciertos tipos de neumonía en el hombre y en los animales domésticos. Son los







**B** *Mycoplasma gallisepticum,* un parásito de los pollos. MET, barra de referencia = 0,5 μm (Cortesía de J. Maniloff. *Journal of Cell Biology,* 25 (1965), 139-150.




**C** Características generales de un micoplasma. (Dibujo de L. Meszoly.)

responsables de la muerte de células en cultivos de tejidos en el laboratorio y probablemente se encuentran en células de insectos, de otros animales y de plantas; pero, generalmente son tan pequeños que no se pueden identificar ni siquiera con el microscopio electrónico.

Los bacteriólogos han usado a menudo la palabra *mycoplasma* para referirse a una clase o familia (que contendría al género *Mycoplasma* y otros organismos similares), más que a un *phylum.* Pero, reconocen asimismo otros géneros: *Acholeplasma,* que no requiere esteroides, *Thermoplasma* y *Spiroplasma.*

*Thermoplasma* es un género con una sola especie: *T. acidophilum.* Los únicos ejemplares estudiados provienen de un montón de escoria de carbón a alta temperatura y de los famosos manantiales de agua caliente del parque Yellowstone. Descritos por primera vez en los años setenta, los termoplasmas son únicos por vivir en unas condiciones extremadas de calor y acidez, desarrollándose a temperaturas cercanas a los 60 °C y con valores de pH entre 1 y 2 (el pH del ácido sulfúrico concentrado). Puesto que en estas condiciones tienen pocos competidores, los termoplasmas pueden ser fácilmente aislados en cultivos puros. Sin embargo, la observación de células vivas es muy difícil porque a la temperatura del cuerpo humano (37 °C), o a temperaturas inferiores, y a pH de 3 o más, los termoplasmas no sobreviven. Son los únicos procariotas de los que se sabe que son poseedores de ADN revestido de proteínas básicas parecidas a las histonas, las proteínas cromosómicas de la mayor parte de los eucariotas. Se cree que la envoltura de proteína protege al ADN de la destrucción por el ácido caliente.

Los individuos pertenecientes al género *Spiroplasma* se aislaron de las hojas de cítricos afectados por una enfermedad llamada de Stubborn. No ha sido determinado con seguridad que dicha enfermedad sea causada por dichos organismos. Igual que otras afragmabacterias, las pertenecientes al género *Spiroplasma* presentan formas variables, carecen de pared celular y forman colonias que recuerdan a huevos fritos. Algunas son espiraladas y se mueven con un movimiento helicoidal rápido o un lento movimiento ondulante y, sin embargo, carecen de flagelos u otros órganos obvios de motilidad. ¿Cómo se mueven? Sobre ello no se sabe nada.

Es posible que los diferentes géneros de afragmabacterias no se relacionen directamente entre ellas, sino que hayan evolucionado separadamente, perdiendo la pared celular. Por otro lado, algunas de ellas han de ser realmente primitivas y no deben haber poseído nunca pared celular. Una prueba de que al menos algunas afragmabacterias son primitivas es la observación de que algunas cepas sólo tienen cerca de $4{,}5 \times 10^8$ dalton de ADN (diez veces menos que la mayoría de las bacterias).

Termofílos

¿Archae?

# M-2 Bacterias fermentadoras

*Acidaminococcus*
*Arthromitus*
*Bacteroides*
*Clostridium*
*Diplococcus*
*Eubacterium*
*Fusobacterium*
*Lactobacillus*
*Leptotrichia*
*Leuconostoc*
*Megasphaera*
*Peptococcus*
*Peptostreptococcus*
*Ruminobacter*
*Ruminococcus*
*Streptococcus*
*Veillonella*

Las bacterias fermentadoras son anaerobias obligadas. No pueden tolerar el oxígeno. La presencia de oxígeno inhibe su crecimiento o causa su muerte en poco tiempo. Desde el punto de vista nutritivo, son quimioorganótrofas (es decir, requieren una serie de compuestos orgánicos para su crecimiento y reproducción). La fermentación es un proceso metabólico que utiliza compuestos orgánicos para producir energía, convirtiéndolos en diversos compuestos orgánicos distintos, tras un proceso del que se extrae energía.

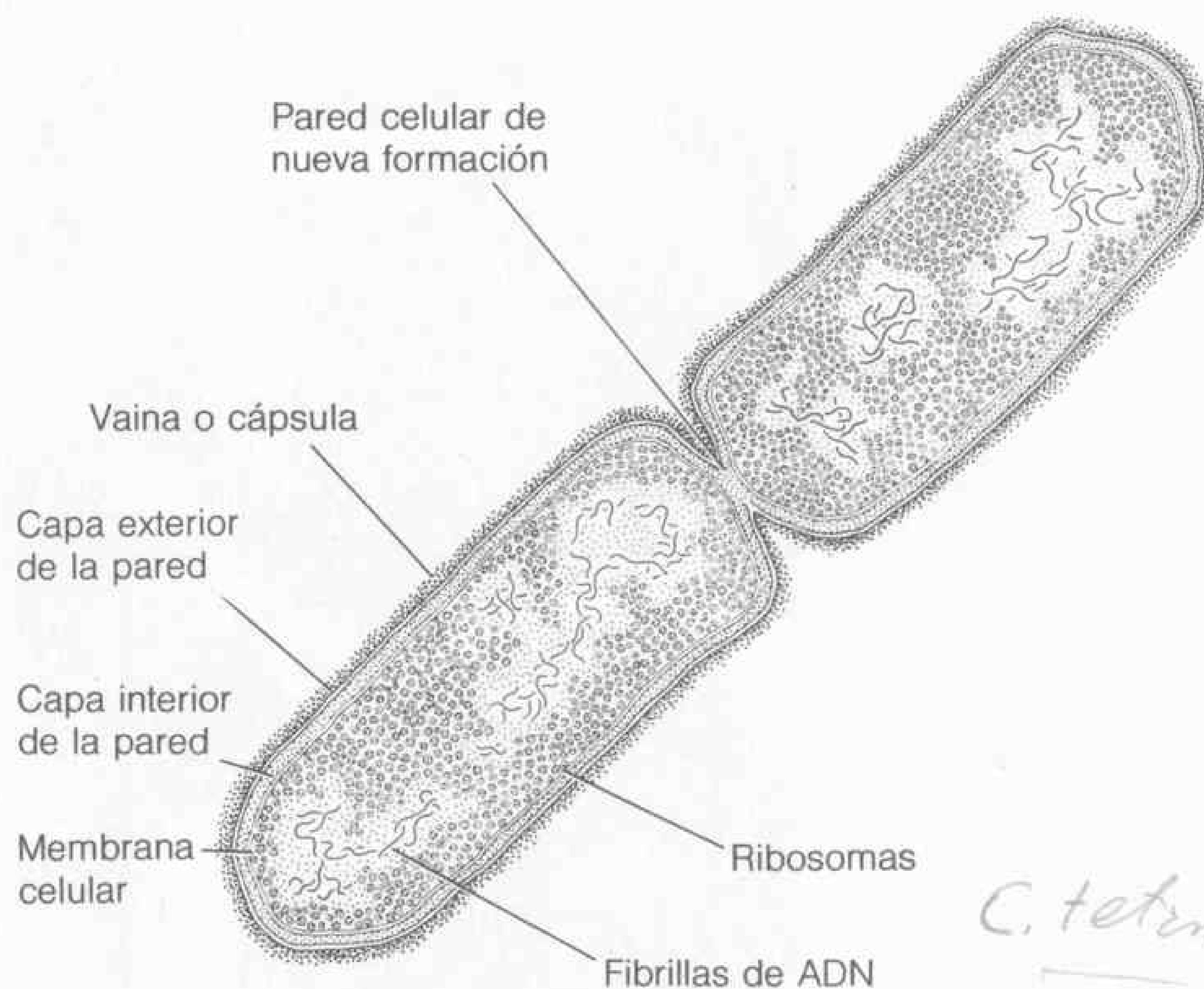
Las bacterias fermentadoras se distinguen por no tener la capacidad de sintetizar porfirinas (compuestos químicos cíclicos que contienen nitrógeno y un metal), capacidad que sí tienen otros organismos fuera de este *phylum*.

Clasificamos las bacterias fermentadoras en cuatro grupos, frecuentemente llamados familias u otros taxones en la bibliografía bacteriológica: cocos gramnegativos, bacterias del ácido láctico, clostridios y peptococáceas.

Los cocos gramnegativos son bacterias esféricas sin movimiento y que tienen complicados requerimientos nutritivos. Algunos fermentan hidratos de carbono, lactato, piruvato, oxaloacetato, succinato o compuestos orgánicos que contienen azufre y, generalmente, producen gases como el hidrógeno ($H_2$), el dióxido de carbono ($CO_2$), el sulfuro de hidrógeno ($H_2S$) y el amoníaco ($NH_3$). Otros necesitan $CO_2$ para su crecimiento. Algunos producen ácidos grasos volátiles de dos a seis átomos de carbono. Muchos cocos gramnegativos se han aislado de los intestinos de las vacas. Actualmente se admiten tres géneros: *Veillonella*, *Acidaminococcus* y *Megasphaera*.

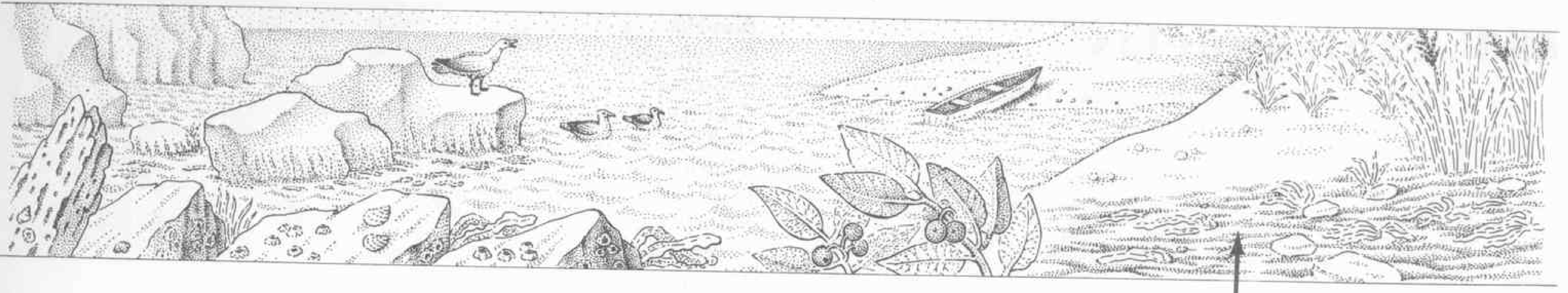
Las bacterias del ácido láctico, como *Lactobacillus*, *Streptococcus* y *Leuconostoc* son organismos en forma de bacilos, famosos por su capacidad de fermentar azúcares, particularmente los de la leche, para producir ácido láctico, y también acetato, formiato, succinato, dióxido de carbono y etanol. Sus complejos requerimientos nutritivos incluyen aminoácidos, vitaminas, ácidos grasos y otros compuestos, según las especies y las cepas. Una solución del 5 al 10 % de dióxido de carbono estimula su crecimiento. Son grampositivas. No forman esporas. Aunque algunas pueden tolerar el oxígeno, ninguna lo utiliza en su metabolismo.

Los clostridios son organismos flagelados y anaerobios, muy ubicuos y versátiles, que generalmente forman esporas. Como grupo pueden fermentar cualquier compuesto orgánico, excepto el plástico: azúcares, aminoácidos, proteínas, polialcoholes, ácidos orgánicos, purinas, colágeno y celulosa. Se conocen unas sesenta especies, todas ellas del género *Clostridium* (o, en caso de ser filamentosas, del género *Arthromitus=Coleomitus*) desarrollándose en los suelos, los sedimentos marinos y de aguas continentales, en los conductos digestivos de los animales y en cualquier otro ambiente anaerobio. *Clostridium denitrificans* y otros clostridios pueden fijar el nitrógeno atmosférico en compuestos orgánicos. De la fermentación de los clostridios resultan diferentes productos finales, principalmente los ácidos acético y butírico y alcoholes. Todos los clostridios son capaces de formar esporas resistentes al calor y la desecación cuando las condiciones no son favorables a su crecimiento, protegiéndose así del medio aerobio hostil que los rodea. *Clostridium botulinum* y algunos otros clostridios producen poderosas sustancias tóxicas. Algunos crecen en tejidos animales causando enfermedades temibles, como la gangrena gaseosa y el botulismo. Otros liberan gases como el $H_2S$, el $NH_3$ o el $CO_2$ como productos finales de la fermentación, además de compuestos orgánicos.




Las bacterias peptococáceas son organismos grampositivos, esféricos, que carecen de flagelos y no forman esporas. Su diámetro varía entre 0,2 y 2,5 μm. Se encuentran en solitario, por parejas, en masas irregulares, en aglomeraciones tridimensionales y en cadenas de cocos cortas o largas. Muchas producen gases como el $CO_2$, el $H_2S$ y el $H_2$ y fermentan hidratos de carbono, aminoácidos y otros compuestos orgánicos. Tienen requerimientos complejos para su crecimiento. Muchas han sido aisladas en la boca o intestinos de los animales. Se han descrito tres géneros: *Peptococcus*, *Peptostreptococcus*, que usan proteínas o sus productos de desintegración para la obtención de energía, y *Ruminococcus*, que puede descomponer la celulosa.

Queda un gran número de géneros de bacilos grampositivos, algunos con decenas de especies, que pertenecen a este *phylum* pero que no entran fácilmente en los grupos enunciados anteriormente. Entre ellos destacan *Eubacterium*, *Bacteroides*, *Fusobacterium* y *Leptotrichia*.



*Bacteroides fragilis*, especie anaerobia obligada que se encuentra en el tejido intestinal de los animales, visto aquí justo antes de la división celular. MET, barra de referencia = 1 µm. (Fotografía por cortesía de D. Chase; dibujo de L. Meszoly.)

# M-3 Espiroquetas

Del latín, *spira*, espiral; del griego, *khaite*, pelo largo.

*Borrelia*
*Clevelandina*
*Cristispira*
*Diplocalyx*
*Hollandina*
*Leptonema*
*Leptospira*
*Pillotina*
*Spirochaeta*
*Treponema*

Las espiroquetas parecen serpientes enroscadas. A diferencia de otras bacterias móviles, tienen desde dos a más de un centenar de flagelos *internos* (el número depende de la especie) en el espacio existente entre las distintas capas de la pared celular. Estos flagelos han sido llamados filamentos axiales o endoflagelos en la bibliografía microbiológica. Las espiroquetas se encuentran en aguas dulces y marinas, en sedimentos limosos profundos y en los conductos gastrointestinales de varios tipos de animales. Su forma larga, delgada y serpenteante les permite moverse a través de líquidos espesos y viscosos. En medios menos densos muchas de ellas nadan velozmente con complicados movimientos de rotación, torsión, flexión y vibración.

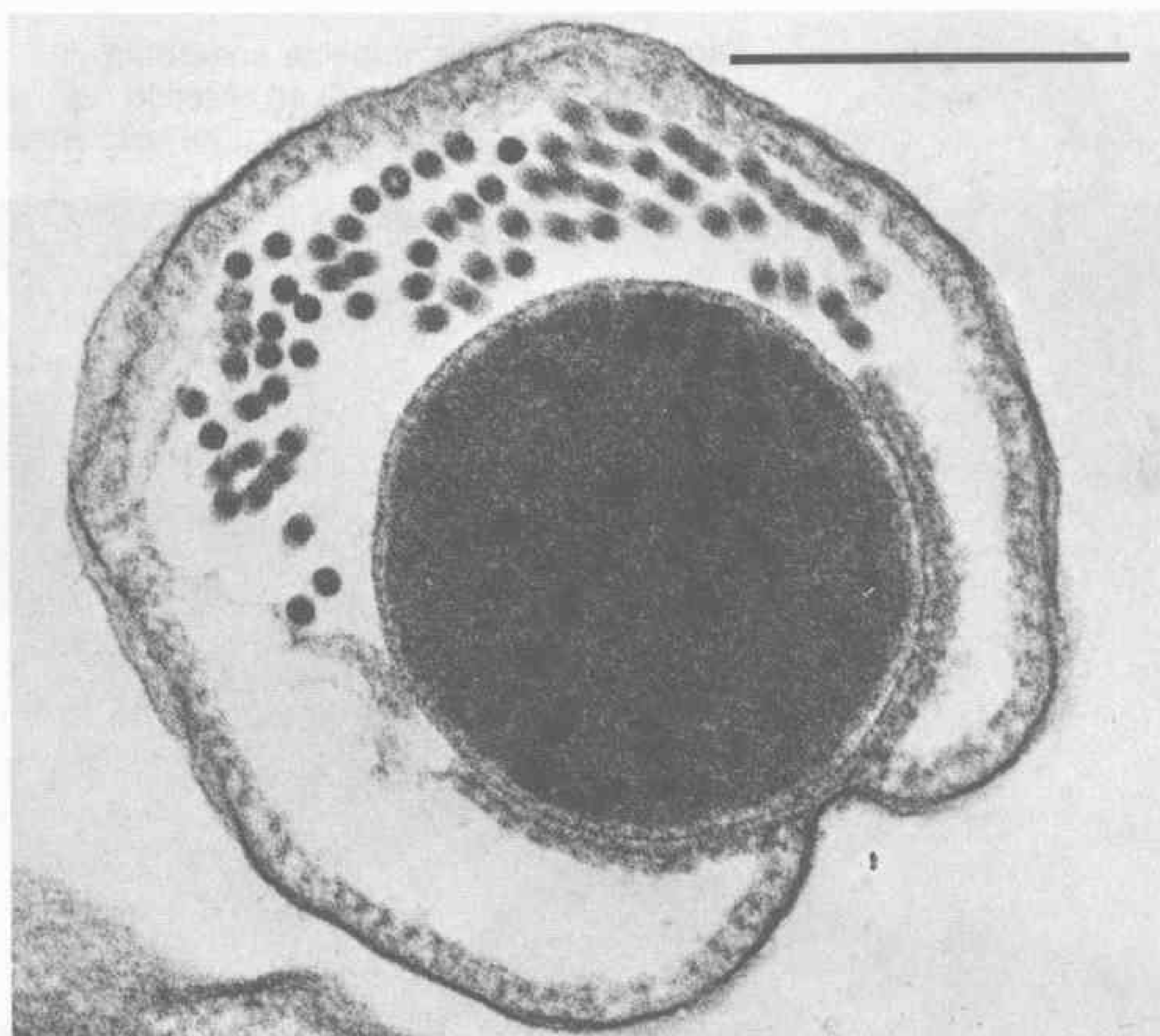
Las espiroquetas se distinguen de las demás bacterias por una disposición flagelar poco frecuente. Su elaborada pared celular es la responsable, probablemente, de su forma espiralada y de sus característicos movimientos. Cada flagelo se origina en un extremo de la célula y se extiende hasta las dos terceras partes de la longitud de su cuerpo. Los flagelos anclados en los extremos opuestos de la célula se solapan, como los dedos de unas manos entrecruzadas. Su movilidad resulta, presumiblemente, de una rotación interna de estos flagelos, igual que el movimiento de las otras bacterias se debe a la rotación flagelar externa.

Hay tres grupos principales de espiroquetas: las leptospiras (de pequeño tamaño), las espiroquetales y las cristispiras (de gran tamaño). Las leptospiras son las únicas espiroquetas que necesitan oxígeno gaseoso (las demás son rápidamente envenenadas incluso por trazas de $O_2$). Algunas leptospiras viven en los túbulos renales de los mamíferos. A menudo llegan por medio de la orina hasta los cursos de agua, y también pueden penetrar en la corriente sanguínea humana a través de cortes en la piel, causando leptospirosis. Debido a su pequeño tamaño, muy a menudo se producen errores en el diagnóstico de la enfermedad.

En las espiroquetales encontramos tres géneros: dos de ellos, *Borrelia* y *Treponema*, incluyen algunas especies parásitas internas de los animales. Tristemente famosa por ser la causa de la sífilis, *Treponema pallidum* también es responsable del mal de pinto, una enfermedad de los ojos típica de las regiones tropicales. Estas espiroquetas tienen de uno a cuatro flagelos en cada extremo de la célula. El género *Spirochaeta* contiene especies de agua dulce y marinas, de anchura menor a una micra y de estructura muy parecida a la de los *Treponemas*.

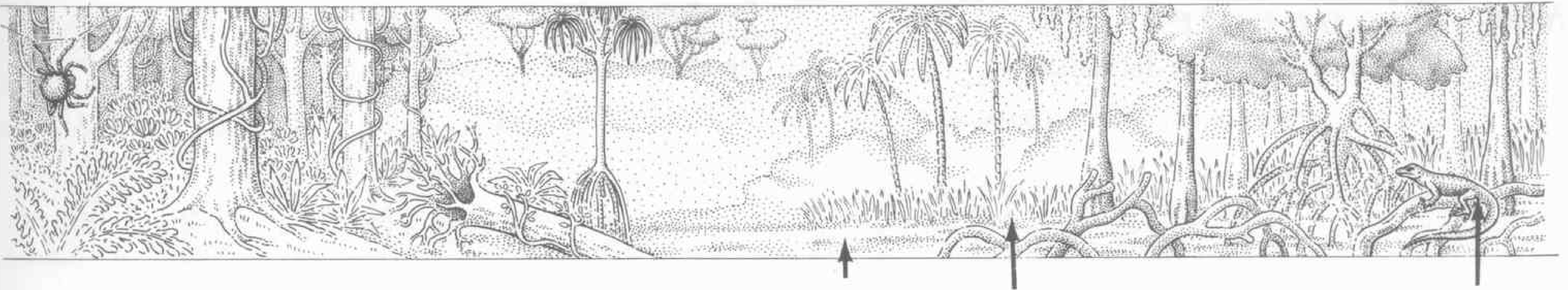
Las cristispiras son mucho mayores; algunas pueden tener 3 µm de ancho y cientos de micras de largo. Todas las especies conocidas se han encontrado formando simbiosis con animales invertebrados. Las cristispiras viven en las púas cristalinas de las almejas y ostras. Estas púas son unos órganos que contribuyen a la trituración del alimento algal de estos moluscos. Dentro de este grupo relativamente desconocido se encuentran las espiroquetas pillotinas, que se hallan asociadas con otras bacterias y protoctistas en el tubo digestivo de las termitas de la madera, las termitas subterráneas y las cucarachas xilófagas. Se conocen cuatro géneros de espiroquetas pillotinas: *Pillotina, Hollandia, Diplocalyx* y *Clevelandina*. Los insectos huéspedes ingieren madera, pero son los microbios de sus intestinos quienes la digieren. No sólo las espiroquetas pillotinas, sino también otros géneros de espiroquetas cristispiras se encuentran en zonas donde tiene lugar una activa descomposición de celulasa de plantas y algas. Las espiroquetas mismas carecen, probablemente, de celulosas, enzimas que inician la descomposición de la madera, pero tienen enzimas para digerir los primeros productos de la descomposición. De hecho, las espiroquetas de las termitas se encuentran normalmente en íntima relación con protoctistas (*Phylum* Pr-8, Zoomastiginos) que sí contienen celulasas.

La mayoría de las espiroquetas son difíciles de estudiar en el laboratorio, ya que tienen requerimientos complicados (ácidos grasos complejos, de cadena larga). Muy pocas veces han sido cultivadas, y ninguna de ellas era cristispira.

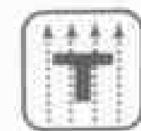




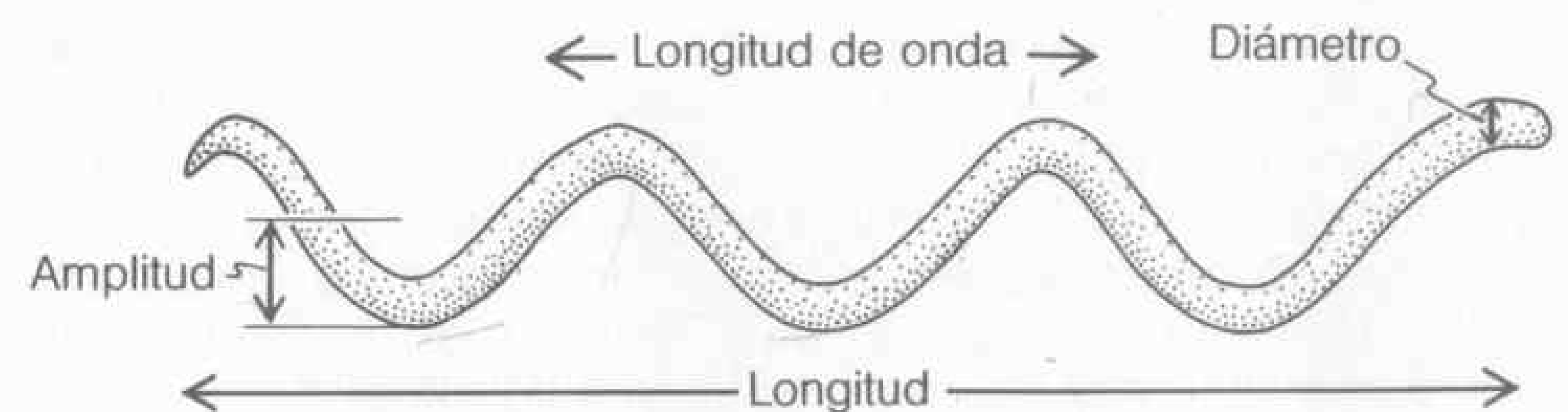
**A** *Diplocalyx* sp., vista en sección transversal. Estas grandes espiroquetas, pertenecientes a la familia de las Pillotaceas, tienen muchos flagelos. Todos los géneros conocidos viven en el tracto intestinal de termitas y cucarachas xilófagas. Este ejemplar fue hallado en la termita subterránea norteamericana *Reticulotermes flavipes* (Phylum A-27, Artrópodos). MET, barra de referencia = 1 µm. (Cortesía de H. S. Pankratz y J. Breznak.)



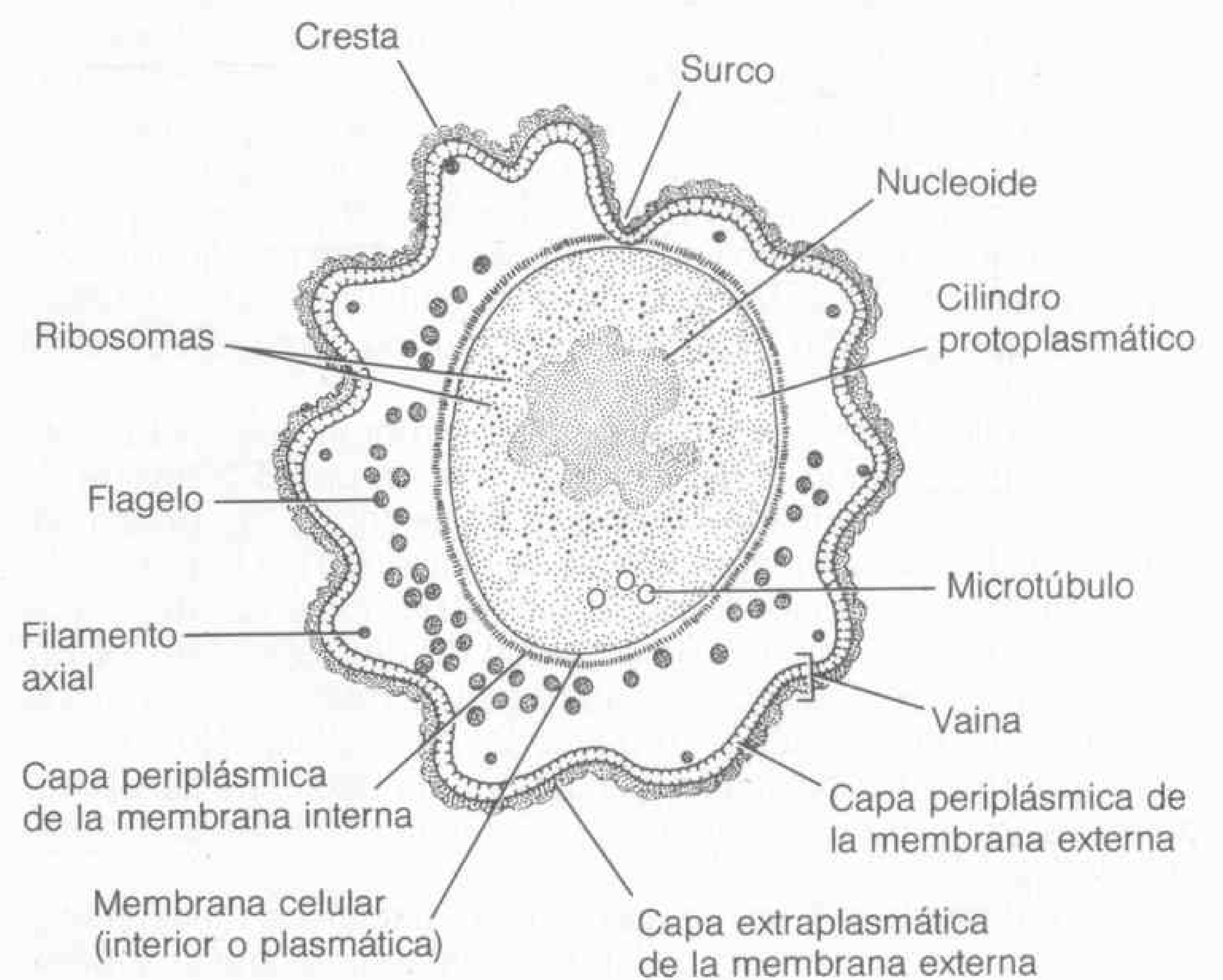
**B** Espiroqueta inidentificada hallada en el tracto intestinal de la termita subterránea *Reticulotermes hesperus* (Phylum A-27, Artrópodos) del oeste de los Estados Unidos. MET, barra de referencia = 0,5 μm. (Cortesía de D. Chase.)




**C** Parámetros de una espiroqueta.




**D** Esquema general de una espiroqueta pillotina. No todos los miembros de la familia tienen todas las características mostradas.



# M-4 Tiopneutes

## (Bacterias reductoras del sulfato)

Del griego, *theion,* azufre; *pneutes,* respirador.

***Desulfotomaculum***
***Desulfovibrio***
***Desulfuromonas***

Los reductores del sulfato son anaerobios obligados; su exposición a medios oxigenados produce su rápida intoxicación. Debido a que no se colorean de púrpura con la tinción de Gram se consideran gramnegativos. Los tiopneutes se distinguen por su comportamiento metabólico: necesitan el sulfato ($SO_4^{2-}$), del mismo modo que nosotros necesitamos el oxígeno para la respiración. En este proceso, que suministra energía, los electrones de las moléculas alimenticias son transferidas a compuestos inorgánicos. Por medio de esta transferencia, las moléculas de alimento son oxidadas y los compuestos inorgánicos son reducidos. Todos los tiopneutes reducen $SO_4^{2-}$ a otros compuestos del azufre, por ejemplo el azufre elemental o el sulfuro de hidrógeno ($H_2S$). Para reducir el sulfato han de sintetizar citocromos, proteínas transportadoras de electrones cuya actividad se debe a la inclusión de un grupo porfirínico en su molécula. Los sulfatorreductores contienen porfirinas distintivas que varían ligeramente según las especies. Aunque obtienen la energía «respirando» $SO_4^{2-}$, los tiopneutes absorben compuestos orgánicos (normalmente compuestos de tres carbonos, como el lactato o el piruvato) como fuentes de electrones. Así pues, no son autótrofos.

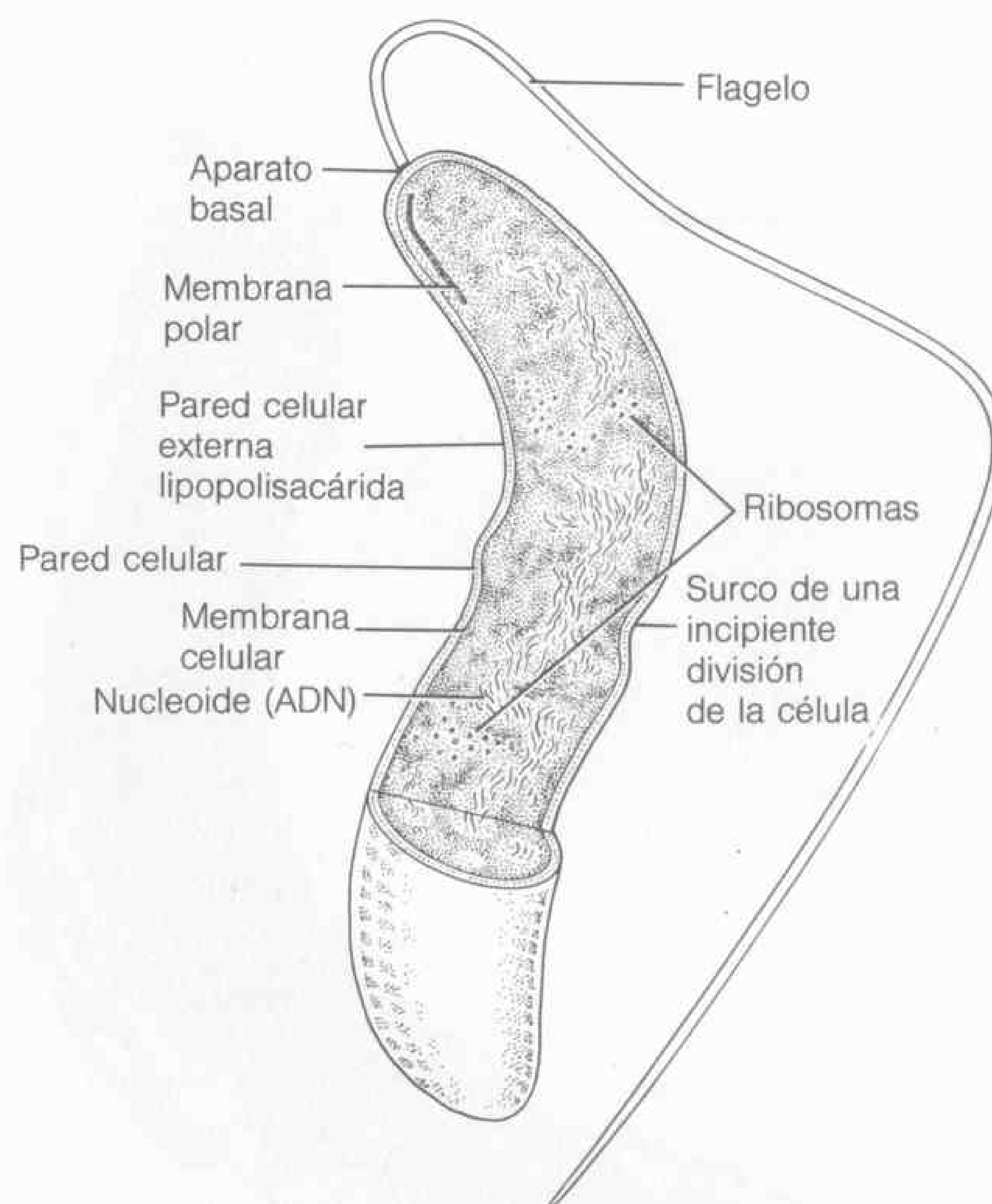
Actualmente se admiten tres géneros de sulfatorreductores: *Desulfovibrio* (con unas cinco especies), *Desulfotomaculum* (con tres especies) y *Desulfomonas* (con una especie). Los dos últimos géneros no fueron caracterizados hasta los años sesenta y setenta.

Los organismos del género *Desulfovibrio* son bacterias unicelulares ampliamente distribuidas en los fangos marinos, en las aguas superficiales y salobres de los estuarios, y en charcas lodosas. No son capaces de formar esporas. Un único flagelo, o un haz de ellos (flagelos lofótricos) les proporcionan movilidad. Varias especies requieren cloruro sódico para su crecimiento y, en consecuencia, se consideran bacterias marinas. Los individuos del género *Desulfovibrio* contienen citocromos $c_3$ y un pigmento llamado desulfoviridina que les confiere una fluorescencia roja característica. Muchos de ellos sintetizan hidrogenasas, enzimas que generan hidrógeno, lo cual les protege del hostil mundo aerobio.

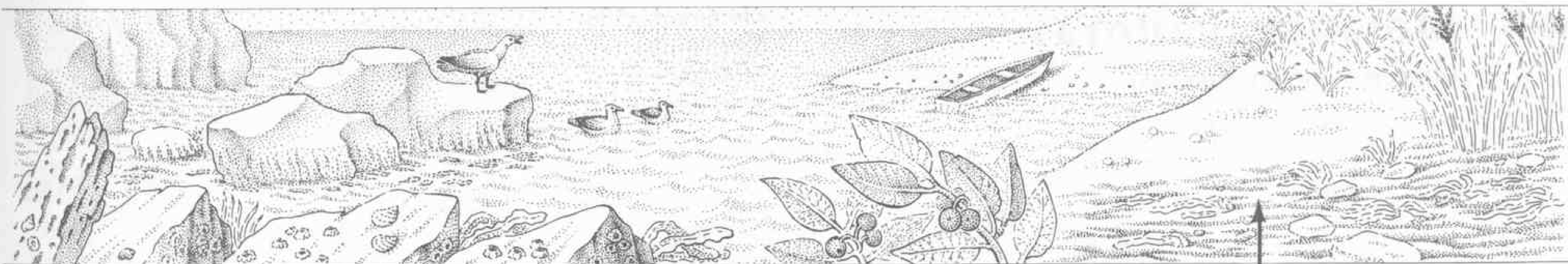
Los desulfovibrios y organismos afines liberan gases que contienen azufre, incluido el $H_2S$, y juegan así un papel crucial en la circulación del azufre (un componente de todas las proteínas) por toda la biosfera. En aguas ricas en hierro, el $H_2S$ formado por estas bacterias reacciona con el hierro produciendo depósitos de pirita (sulfuro de hierro). Se cree que los depósitos férricos del Arqueozoico y del Proterozoico se deben, al menos en parte, a la actividad de las bacterias reductoras del sulfato. No se han descrito formas simbióticas ni patógenas de bacterias sulfatorreductoras; el grupo es de vida libre. Algunas especies son capaces de fijar nitrógeno.

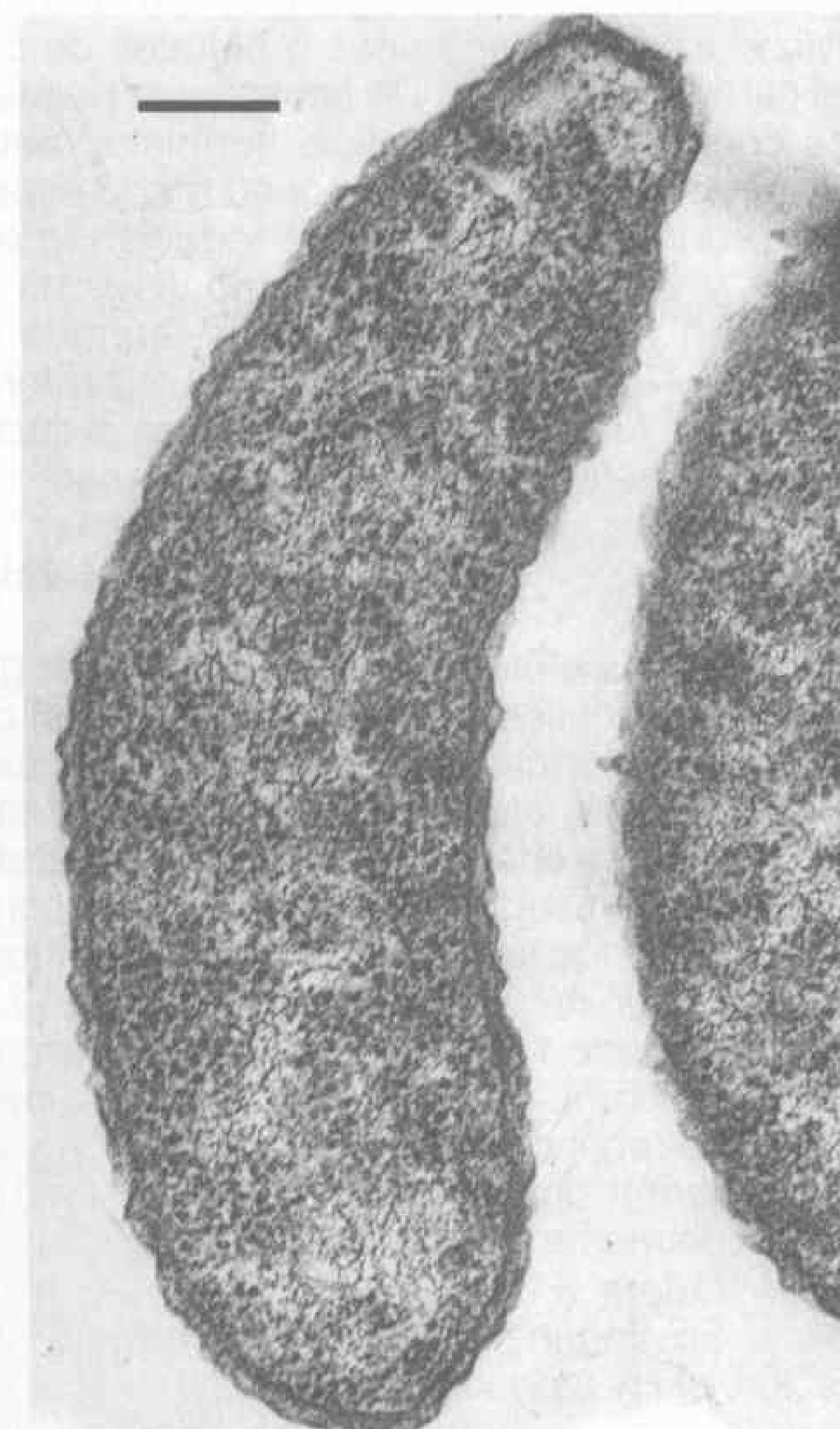
*Desulfotomaculum* es un género de bacterias unicelulares, móviles por medio de muchos flagelos distribuidos por la superficie de cada célula (flagelos perítricos). Reducen $SO_4^{2-}$ o sulfito ($SO_3^{2-}$) a $H_2S$, causando así la precipitación del hierro, tal como lo hace *Desulfovibrio.* El género se distingue por la formación de endosporas resistentes y se encuentra frecuentemente en lodos marinos y de agua dulce, en el suelo de regiones geotermales, en el tracto intestinal de insectos y animales bovinos y en ciertos alimentos alterados. Algunos necesitan $SO_4^{2-}$ para su desarrollo, y todos lo reducen a $H_2S$. Algunos pueden tolerar temperaturas muy elevadas, de hasta 70 °C. La oxidación de sustratos orgánicos por estos organismos es siempre incompleta, lo que conduce a la producción de compuestos orgánicos de molécula sencilla, como el acetato.

*Desulfuromonas* es un nuevo género bacteriano descrito por primera vez en 1977. Sus componentes son móviles y no forman esporas. Pueden reducir el sulfato a azufre elemental, el cual es excretado. Llevan vida libre, desarrollándose especialmente en zonas fangosas.

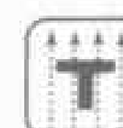



**A** Características generales de los miembros del género *Desulfovibrio.* (Dibujo de R. Golder.)





**B** *Desulfovibrio desulfuricans.* MET, barra de referencia = 1 μm. (Cortesía de T. H. Hammill y G. J. Germano.)





**C** *Desulfovibrio desulfuricans.* Esta bacteria de tipo vibrio habita en ambientes anaerobios ricos en azufre. MET, microscopía de fondo oscuro, barra de referencia = 1 μm. [Cortesía de T. M. Hammill y G. J. Germano, *Canadian Journal of Microbiology* 19 (1973) 753-756.]

# M-5 Metanocreadoras

**(Bacterias metanogénicas)**

Del latín, *creatrix*, creador.

*Methanobacillus*
*Methanobacterium*
*Methanococcus*
*Methanosarcina*

Las bacterias metanogénicas son muy extrañas. No pueden utilizar azúcares, proteínas o hidratos de carbono como fuentes de carbono y energía. De hecho, sólo pueden usar tres compuestos como fuente alimenticia: formiato, metanol y acetato. Estas bacterias se caracterizan por su modo especial de obtener energía: producen metano ($CH_4$) reduciendo el dióxido de carbono ($CO_2$) y oxidando el hidrógeno ($H_2$), un método poco usual. Obtienen ambos gases del aire, aunque no pueden tolerar el oxígeno. Algunas pueden incluso utilizar formiato, metanol o acetato como fuente de electrones para reducir $CO_2$. En general, la reacción metabólica se puede expresar:



$$CO_2 + 4H_2 \rightarrow CH_4 + 2H_2O$$

Las bacterias metanogénicas pueden ser grampositivas o gramnegativas, móviles (por medio de flagelos) o inmóviles. Aparecen bajo las tres formas bacteriológicas clásicas: bacilar, espiralada y cocal. Algunas especies pueden tolerar temperaturas moderadas o altas. Se encuentran ampliamente distribuidas en las aguas residuales, en sedimentos marinos o continentales y en el tracto intestinal de los animales. Se reconocen formalmente tres géneros: *Methanosarcina, Methanobacterium* y *Methanococcus.*

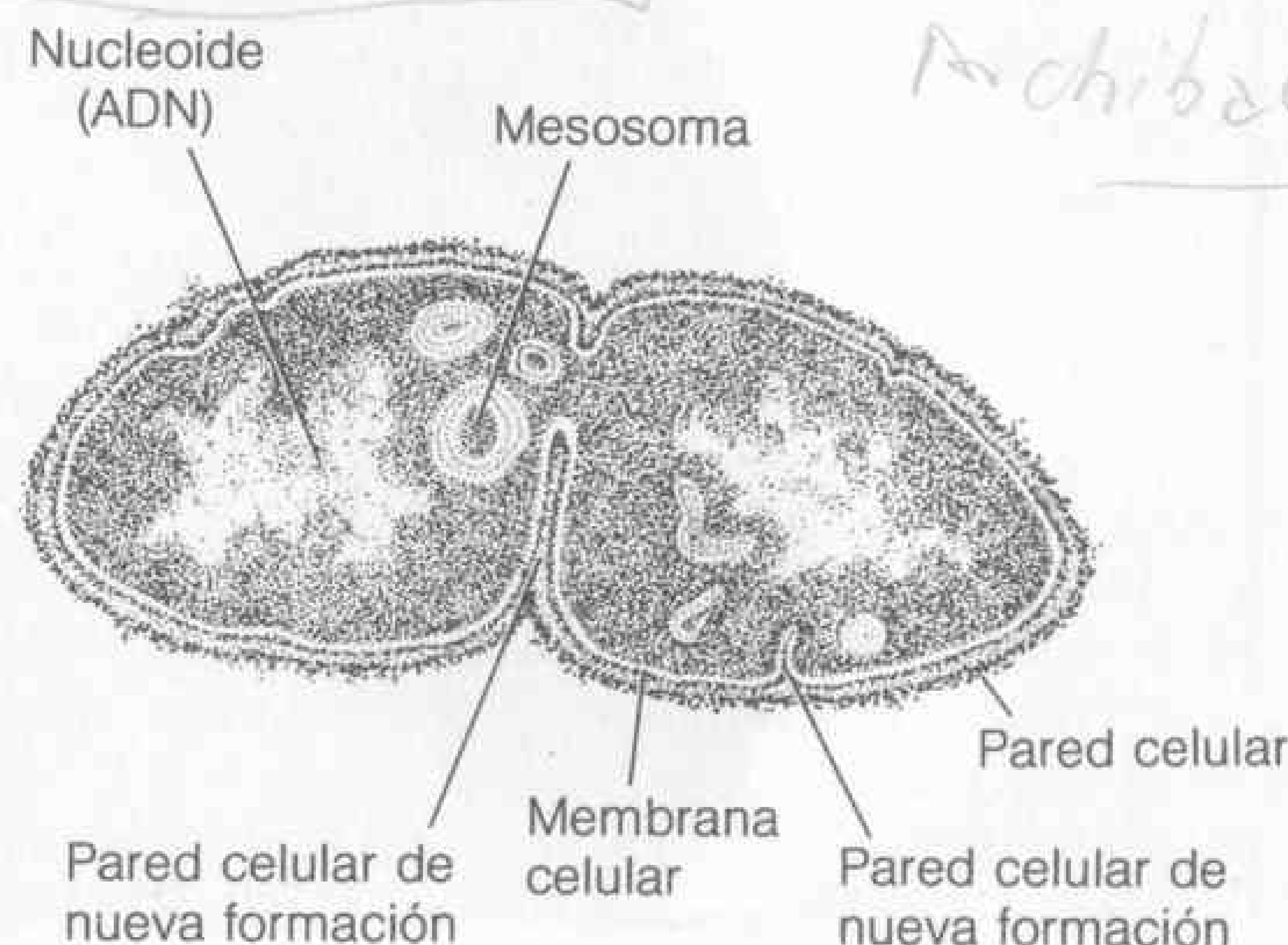
*Methanobacillus omelianski,* que durante muchos años se consideró como una bacteria productora de metano que requería etanol, se reconoce actualmente como la simbiosis de dos bacterias de forma similar pero metabólicamente distintas. Una, conocida simplemente por «organismo S», es una bacteria anaerobia fermentadora (Phylum M-2) que produce hidrógeno a partir de etanol. En ningún caso produce metano. Al llegar a cierta concentración, el $H_2$ producido por *Methanobacillus omelianski* es tóxico para la bacteria fermentadora. La otra bacteria, llamada «cepa MOH», es metanogénica y combina el $H_2$ proporcionado por su compañera con el $CO_2$ atmosférico para formar $CH_4$ tal como muestra la reacción autotrófica anterior.

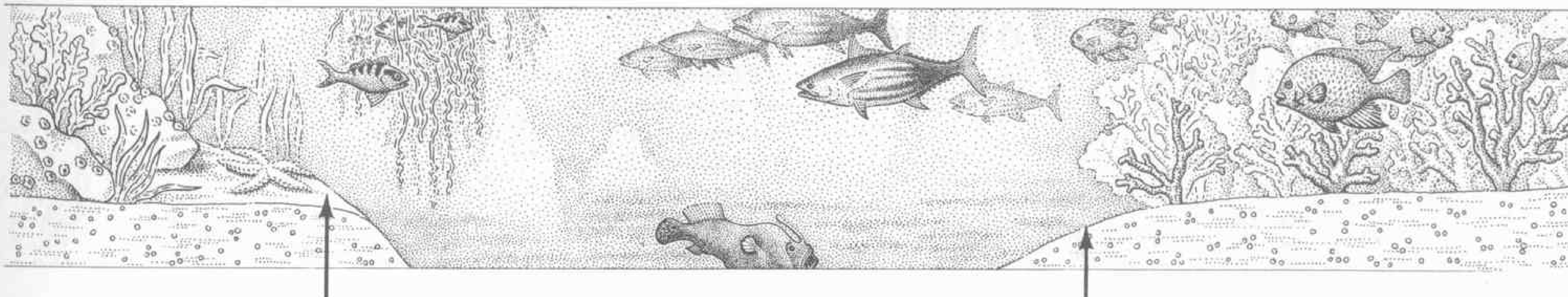
Las bacterias metanogénicas son las productoras del «gas de los pantanos» que se halla en marjales y en plantas de tratamiento de aguas residuales, y también son responsables de gran parte de la producción de gas natural. Si estas bacterias no pasaran el carbono orgánico de los sedimentos a la atmósfera en forma de $CH_4$, gran parte del carbono producido por la fotosíntesis permanecería enterrado en el suelo.

Por cada átomo de carbono enterrado en forma de hidrato de carbono u otro compuesto orgánico producido por la fotosíntesis oxigénica, se desprende una molécula de oxígeno ($O_2$) (v. Phylum M-7, Cianobacterias). Sin la intervención de las bacterias metanogénicas, la cantidad de carbono en el suelo y de oxígeno en la atmósfera serían mucho mayores. Un exceso de $O_2$ atmosférico podría conducir a incendios espontáneos que serían una amenaza para toda la biosfera. No obstante, gran parte del $CH_4$ producido por las bacterias metanogénicas reacciona con el $O_2$ de la atmósfera para formar $CO_2$ y mantener de este modo el equilibrio.

Las bacterias metanogénicas producen alrededor de 2000 millones de toneladas de metano al año, cantidad equivalente a un alto porcentaje de la producción total anual por fotosíntesis en toda la Tierra. Todo el metano de la atmósfera terrestre, cuya concentración es de una parte por millón, es producido por las bacterias metanogénicas. Aunque algunas bacterias producen metano como resultado final de la fermentación de hidratos de carbono, no hay otros procariotas, ni ningún eucariota, capaz de formar metano a partir de $CO_2$ y $H_2$. Buena parte de la metanogénesis mundial, quizás un 30 %, procede de estos tanques fermentadores de cuatro patas, que llamamos vacas, elefantes u otros animales ingestores de celulosa. Sus estómagos rumiantes no podrían nunca funcionar, ni tampoco podrían hacerlo nuestras plantas de tratamiento de aguas residuales, sin la metanogénesis anaerobia de estas peculiares bacterias. Incluso el gas metano que esporádicamente liberan las personas es producido por las bacterias en sus intestinos.

Las bacterias metanogénicas tienen ciertas características distintivas que sugieren una evolución aparte de otras bacterias, y que han evolucionado separadamente, incluso de otros organismos anaerobios, durante varios miles de millones de años. Difieren de otros procariotas en las secuencias de nucleótidos que forman el ARN de sus ribosomas. De hecho, sus ARN 16S son tan diferentes de los de otros organismos que algunos biólogos les darían la categoría de reino, con el nombre de Arquibacterias (bacterias arcaicas). Los otros únicos microbios con este tipo infrecuente de ARN ribosómico son bacterias aerobias de aguas saladas del género *Halobacterium* (v. Phylum M-10, Pseudomonas). Aunque tengan muy pocos caracteres obvios en común, las halobacterias evolucionaron probablemente a partir de las bacterias metanogénicas. La propuesta de situar conjuntamente las bacterias metanogénicas y halobacterias en un nuevo reino requiere un estudio más profundo.







*Methanobacterium ruminantium,* una bacteria metanogénica extraída del rumen de una vaca. La bacteria casi ha finalizado su división: se ha formado casi por completo una nueva pared celular. Nótese que en la célula de la derecha se está empezando a formar una segunda nueva pared celular. MET, barra de referencia = 1 μm. (Fotografía de J. G. Zeikus y V. G. Bowen, «Comparative ultrastructure of methagenic bacteria». Reproducida, con autorización de J. G. Zeikus y del National Research Council of Canada del *Canadian Journal of Microbiology,* 21 (1975), 121-129. Dibujo de I. Atema.)

# M-6 Bacterias fotosintéticas anaerobias

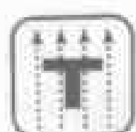
*Chloroflexus*
*Chlorobium*
*Chloropseudomonas*
*Chromatium*
*Pelodictyon*
*Rhodomicrobium*
*Rhodopseudomonas*
*Rhodospirillum*
*Thiocapsa*
*Thiocystis*
*Thiodictyon*
*Thiopedia*
*Thiosarcina*
*Thiothece*

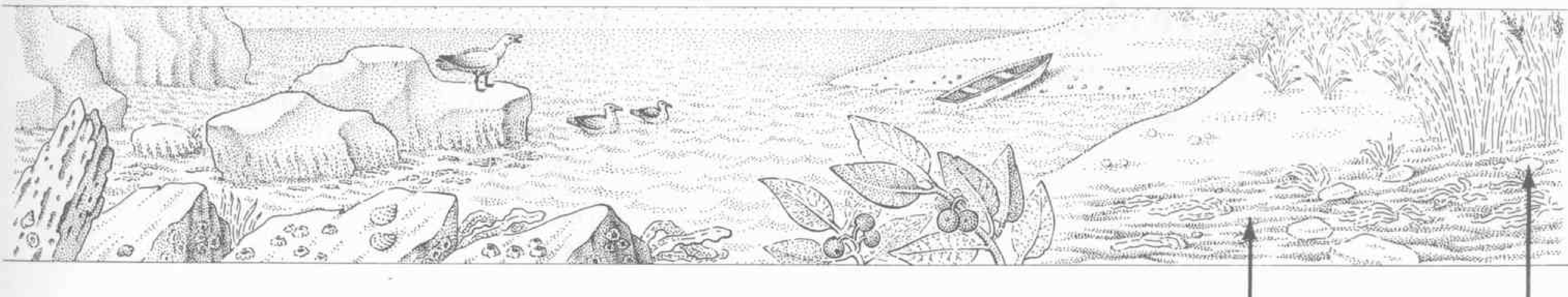
La innovación más importante de la Tierra, o quizá del sistema solar y de nuestra galaxia, fue probablemente la fotosíntesis, la transformación de la energía del Sol en la energía química de las moléculas orgánicas. La fotosíntesis comenzó en las bacterias anaeróbicas hace miles de millones de años.

Hay tres grupos principales de bacterias fotosintéticas: las bacterias verdes del azufre, las bacterias rojas del azufre y las bacterias rojas no sulfúreas. La fotosíntesis bacteriana es un proceso esencialmente anaerobio y ninguna de estas bacterias puede llevarlo a cabo si están expuestas al $O_2$. Excepto *Chorofle-xus,* las bacterias verdes del azufre son hipersensibles al $O_2$; sólo pueden crecer fotosintéticamente y en la ausencia total de $O_2$. Algunas bacterias rojas no sulfúreas pueden crecer en condiciones microaerofílicas (bajo concentraciones de $O_2$ menores que las concentraciones actuales) o incluso aeróbicamente, pero en este caso sólo en la oscuridad más absoluta. En estas condiciones, obtienen la energía por descomposición de alimento, tal como lo hacen las bacterias heterótrofas y muchos de los eucariotas. La fotosíntesis no comporta necesariamente la liberación de $O_2$, aunque ello sea una característica de la fotosíntesis de las plantas y algas. Lo que realmente es esencial es la incorporación del $CO_2$ del aire y su conversión en compuestos orgánicos, imprescindibles para el crecimiento del organismo fotosintetizador y la transformación de la energía de la luz en energía química bajo una forma utilizable por las células. La conversión de la energía lumínica requiere la existencia de clorofila y otros pigmentos, no siempre necesariamente iguales a la molécula de clorofila de las plantas. La energía química producida normalmente se almacena en forma de adenosín trifosfato (ATP), un nucleótido que interviene en las reacciones de transformación de todas las células. Aunque todavía se está trabajando en los detalles de las vías enzimáticas de la fotosíntesis, se ha establecido ya que éstas son distintas en los tres grupos de bacterias fotosintéticas y que difieren también en la fijación del $CO_2$ de las plantas y cianobacterias (Phylum M-7).

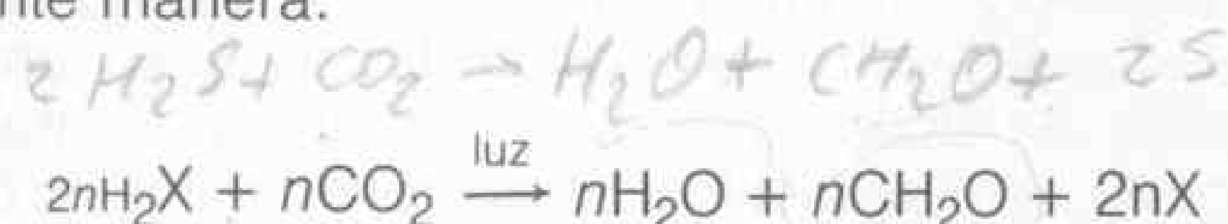
Para reducir el $CO_2$ del aire a compuestos orgánicos, las células necesitan un donador de electrones, que, como norma, son transportados por los átomos de hidrógeno. Esta fuente de electrones varía en los distintos organismos. En las bacterias verdes del azufre, los electrones provienen generalmente del sulfuro de hidrógeno ($H_2S$), aunque también pueden proceder del gas hidrógeno ($H_2$). Las bacterias rojas del azufre utilizan también el $H_2S$ como dador de hidrógeno. En el caso de las

**A** *Rhodomicrobium vanielii,* una bacteria fotosintética roja no sulfúrea que vive en los estanques y crece por gemación. En uno de los extremos se está formando una nueva yema. MET, barra de referencia = 10 µm. (Cortesía de E. Boatman.)





bacterias rojas no sulfúreas el donador de hidrógeno es una molécula orgánica sencilla como el lactato, piruvato o etanol. Así pues, la ecuación general de la fotosíntesis puede escribirse de la siguiente manera:



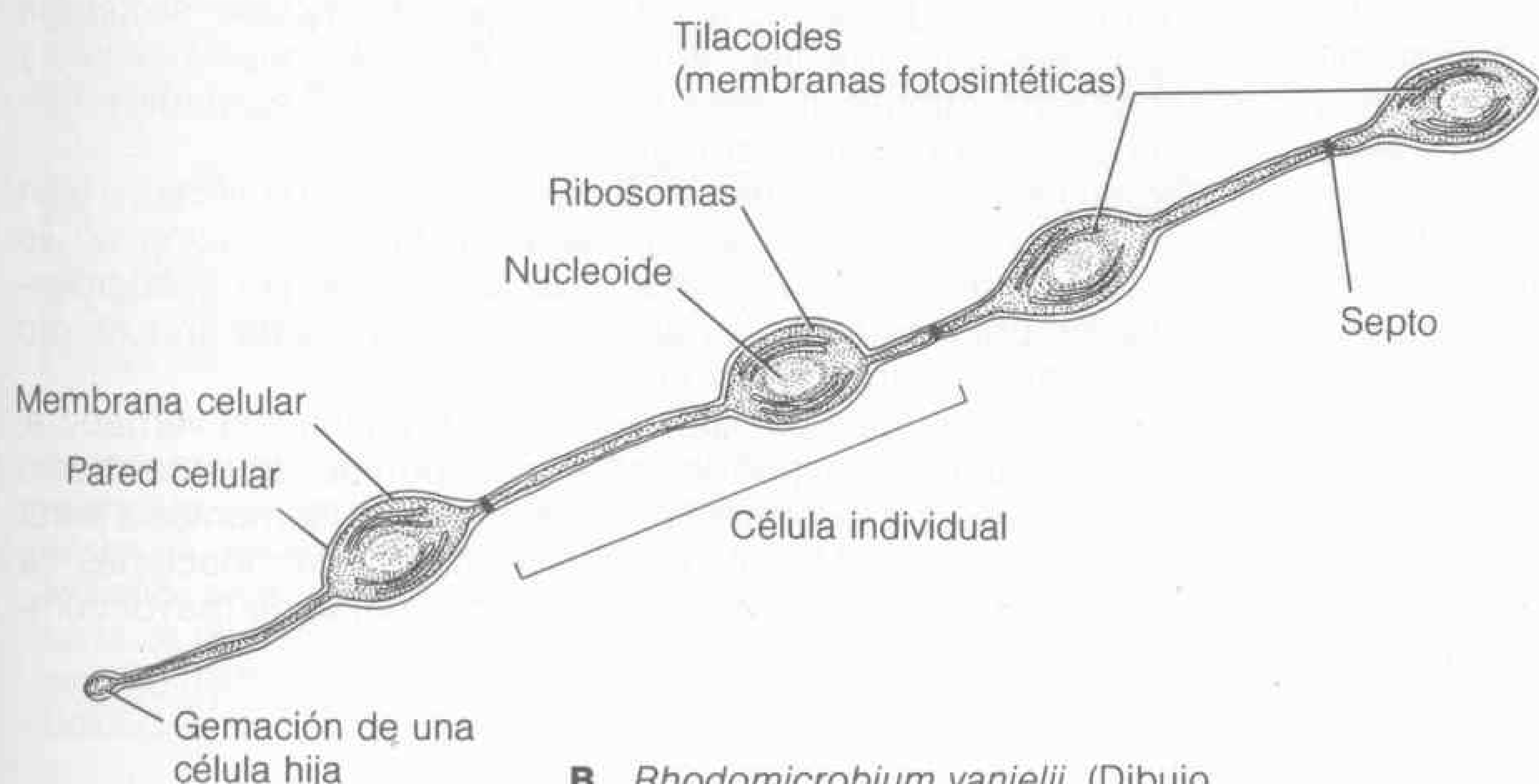
$$2nH_2X + nCO_2 \xrightarrow{\text{luz}} nH_2O + nCH_2O + 2nX$$

donde X varía dependiendo de los organismos. La molécula de $H_2X$ es el donador de hidrógeno. En estas bacterias no es nunca el agua, por lo que el oxígeno no es un producto resultante de su fotosíntesis. Por otro lado, en las plantas, algas y cianobacterias, sí es el agua el donador de hidrógeno, y en consecuencia se libera oxígeno. Si el $H_2S$ es la fuente de hidrógeno, el producto de la fotosíntesis es el azufre, que puede ser almacenado o excretado por las células en forma de azufre elemental o en compuestos sulfurosos más oxidados.

Las bacterias fotosintéticas son un grupo de gran diversidad morfológica. Pueden presentarse en forma de células solitarias, móviles o inmóviles, de paquetes, de cadenas que se prolongan por gemación en los extremos, o de extensas capas foliosas en las que los espacios entre las células se llenan de un material mucilaginoso que forma unas envolturas llamadas vainas. Algunas contienen vacuolas de gas que les dan capacidad de flotación y un aspecto rutilante. Otras son filamentosas. En condiciones anaerobias, la mayoría de las bacterias rojas del azufre convierten el $H_2S$ en azufre elemental, que depositan dentro de la célula en pequeños pero muy visibles gránulos. La presencia, distribución y forma de estos gránulos pueden utilizarse como caracteres distintivos de las especies.

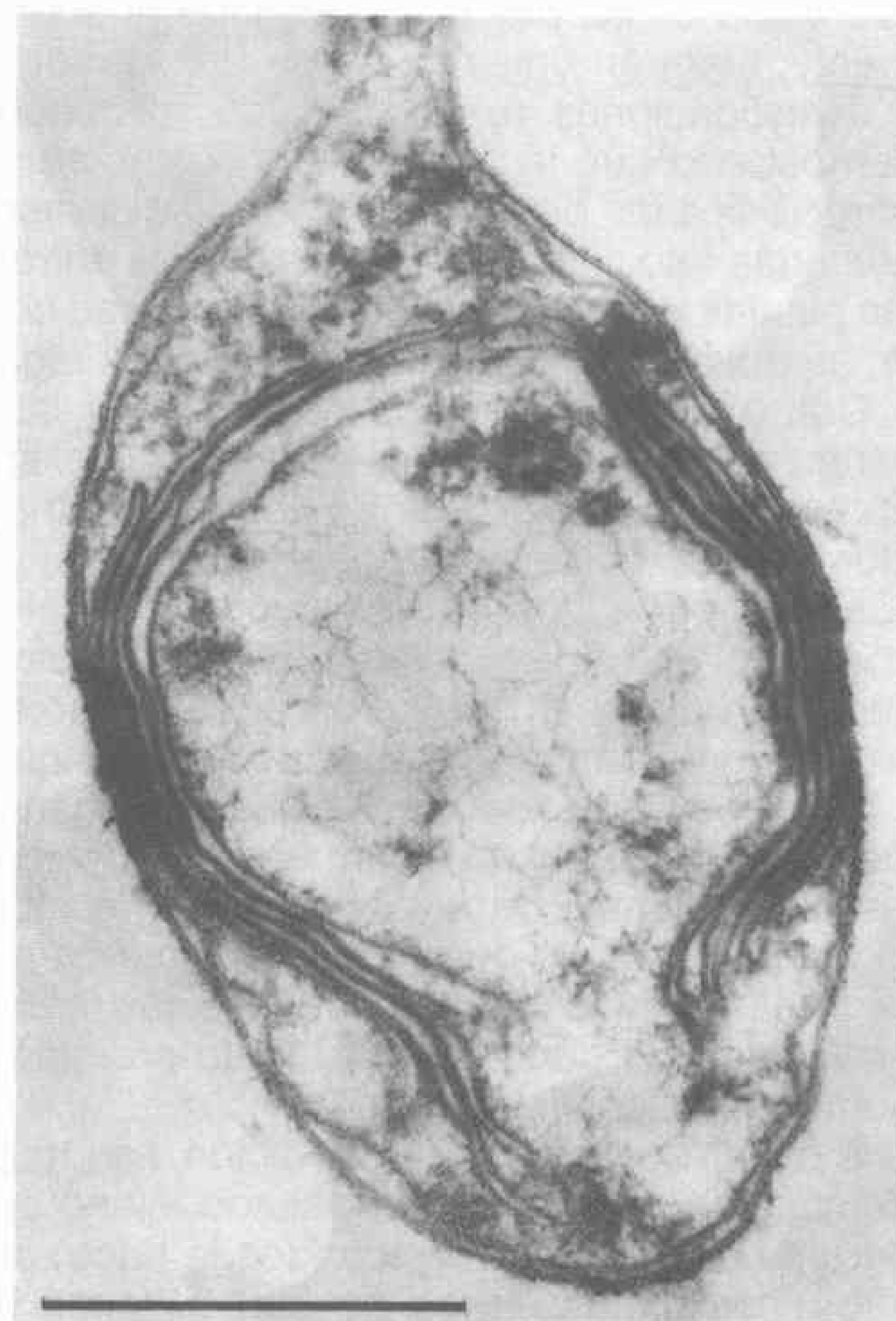
Las bacterias fotosintéticas tienen una coloración maravillosa, en una gama asombrosa de rosas y verdes, aunque en la superficie de los fangos anaerobios intensamente iluminados se vuelven muy oscuras, casi negras. Debido a que cada especie tiene un crecimiento óptimo en unas determinadas condiciones de acidez, presión de oxígeno, concentración de sulfuro, salinidad, contenido de humedad, etc., se desarrollan en capas (cada cual en su nicho apropiado) que pueden ser observadas en sedimentos ocupados por comunidades estratificadas de bacterias fotosintéticas y otras bacterias.

Entre las diferentes especies de bacterias fotosintéticas, las hay que toleran temperaturas o salinidades extremadamente altas o bajas. En cada uno de los grupos, hay especies capaces de fijar nitrógeno atmosférico.




**B** *Rhodomicrobium vanielii.* (Dibujo de I. Atema.)



**C** *Rhodomicrobium vanielii* mostrando unas capas de tilacoides (membranas fotosintéticas) a lo largo de la periferia de la célula. MET, barra de referencia = 0,5 μm. (Cortesía de E. Boatman.)

# M-7 Cianobacterias

**(Algas cianofíceas, algas azules, bacterias verde - azules)**

Del griego, *kyanos*, azul oscuro.

***Anabaena***
***Anacystis***
***Chamaesiphon***
***Chroococcus***
***Dermocarpa***
***Entophysalis***
***Gloeocapsa***
***Hyella***
***Lyngbya***
***Microcystis***
***Nostoc***
***Oscillatoria***
***Spirulina***
***Synechococcus***
***Synechocystis***

---

Hasta hace menos de veinte años, las cianobacterias eran denominadas algas azules o cianofíceas y se consideraban parte del reino vegetal. De hecho, su fisiología es muy similar a la de las algas y plantas. Junto con las bacterias del *Phylum* M-6 (bacterias fotosintéticas anaerobias) y las plantas, mantienen la vida de todos los demás organismos de la Tierra por medio de la conversión de la energía solar y del dióxido de carbono ($CO_2$) en alimento y oxígeno. Las algas, las plantas y las cianobacterias fotosintetizan de acuerdo con la misma ecuación:



$$12H_2O + 6CO_2 \xrightarrow[\text{clorofila}]{\text{luz visible}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$$

Al igual que las plantas y las algas, las cianobacterias respiran el oxígeno que producen por fotosíntesis y, también como aquéllas, pueden tanto fotosintetizar como respirar. Sin embargo, a diferencia de las plantas y algas, no pueden hacerlo simultáneamente; respiran únicamente en la oscuridad.

Investigaciones realizadas con microscopia electrónica han demostrado que las algas cianofíceas, aunque fisiológicamente parecidas a las plantas, son morfológicamente muy iguales a las bacterias fotosintéticas. La semejanza entre las cianobacterias y las plantas y algas nucleadas, tal como se comprende actualmente, se aplica sólo a los plástidos de las algas y las plantas.

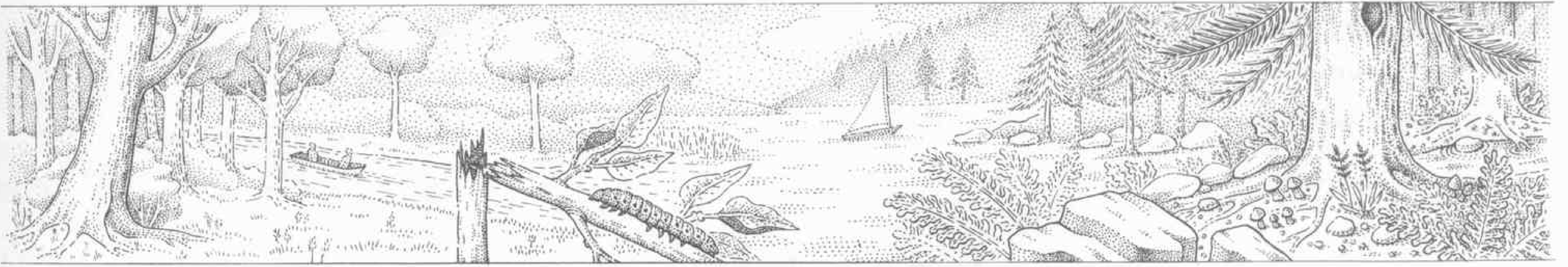
Como otros organismos fotosintéticos, las cianobacterias contienen membranas llamadas tilacoides, en las que se hallan englobados los pigmentos fotosintéticos: la clorofila *a* (la única clorofila que contienen las cianobacterias) y dos pigmentos liposolubles parecidos, la ficocianina y la aloficocianina, que les confieren una típica coloración verdeazulada. Muchas de ellas tienen un pigmento azulado adicional llamado ficoeritrina. Estos pigmentos (llamados ficobilinas) se biosintetizan principalmente a través de las mismas reacciones que dan lugar a las porfirinas. Desde el punto de vista químico, las ficobilinas son como moléculas de porfirina, con el anillo abierto, en forma de cadena. Los pigmentos biliares de los animales también tienen esta estructura. En las células cianobacterianas, las ficobilinas están unidas a proteínas y el complejo pigmento-proteína resultante recibe el nombre de ficobiliproteína.

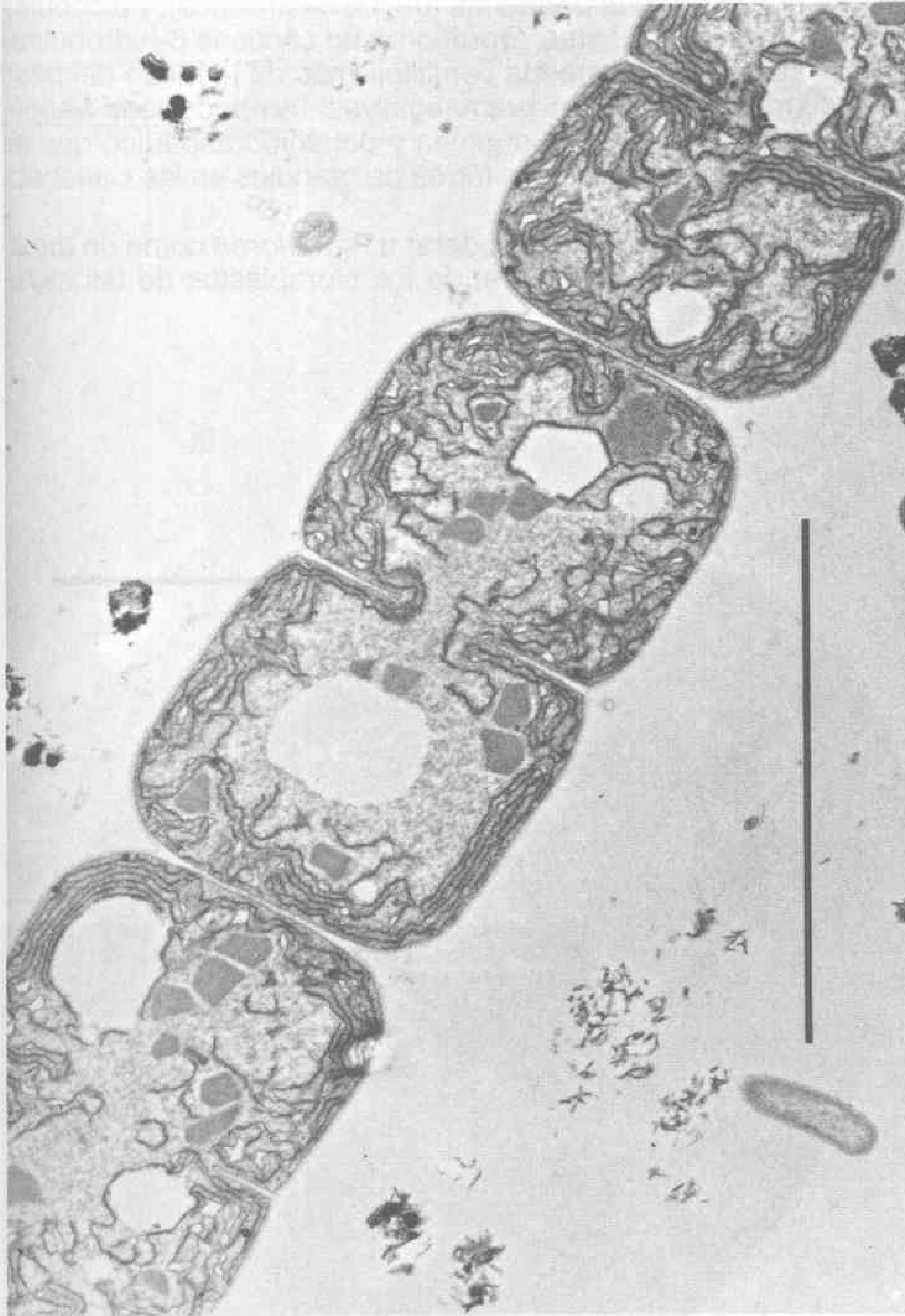
A pesar de su discreta condición, hay miles de especies vivas de cianobacterias y en un pasado lejano dominaban el paisaje: durante el eón Proterozoico (desde hace unos 2500 millones de años, hasta hace cerca de 600 millones de años) vivieron su época dorada. Restos de sus comunidades del pasado son los fósiles llamados estromatolitos, rocas formadas por capas de sedimento producidas por las actividades metabólicas de microorganismos, especialmente bacterias filamentosas. Actualmente también se forman estromatolitos en las salinas y ensenadas poco profundas del Golfo Pérsico, las Bahamas, Australia Occidental y la costa oeste de México. En el Proterozoico, no obstante, tales comunidades cubrían frondosamente la tierra emergida e incluso se extendían por las aguas de cierta profundidad en las que ocupaban el tipo de ambiente donde actualmente encontramos los arrecifes de coral.

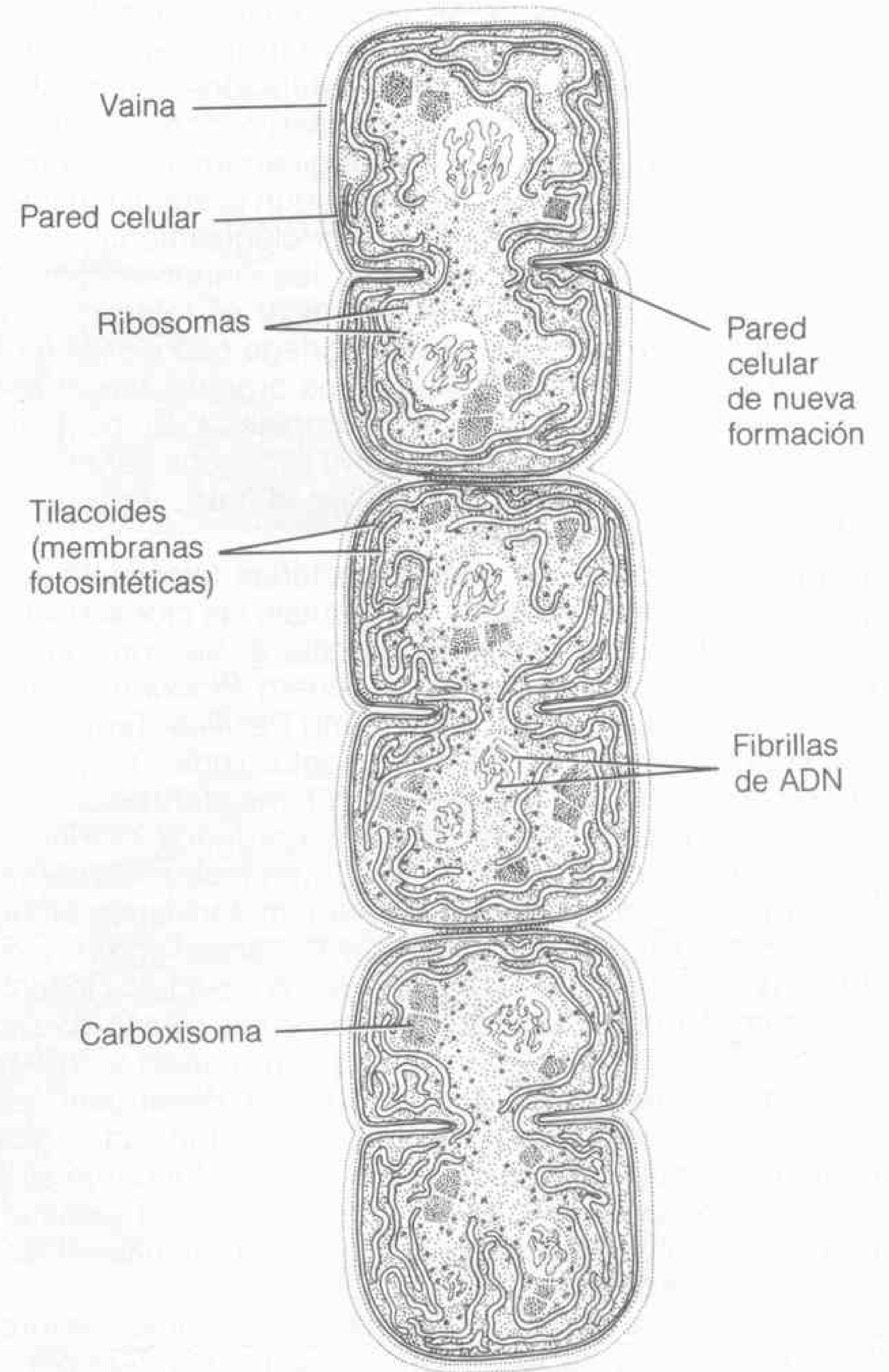
Hay dos grandes clases de cianobacterias:

Clase Coccogoneae (cianobacterias cocoides)
- Orden Chroococcales: cocoides que se reproducen por fisión binaria. Algunos géneros son *Gleocapsa, Anacystis, Synechocystis* y *Entophysalis* (coco constructor de estromatolitos).
- Orden Chamaesiphonales: cocoides que se reproducen liberando exosporas. A diferencia de otras esporas microbianas no son necesariamente resistentes al calor y a la desecación. Dos géneros pertenecientes a este orden son *Chamaesiphon* y *Dermocarpa*.
- Orden Pleurocapsales: cocoides que se reproducen por medio de endosporas, desintegrándose el organismo paterno al liberarse las esporas. En contraste con las endosporas de otros microbios, éstas tampoco son resistentes.

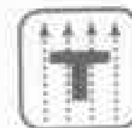
Clase Hormogoneae (cianobacterias filamentosas)
- En muchos organismos pertenecientes a esta clase, se separa un fragmento de filamento que contiene varias células, y comienza aparte un desarrollo propio. Estos fragmentos reciben el nombre de hormogonios.
- Orden Nostocales: filamentos que, o bien no se ramifican, o bien exhiben falsa ramificación, es decir, la ramificación no se produce por división de una única célula, sino por la fragmentación del filamento y el deslizamiento lateral de un extremo del filamento fragmentado.
- Orden Stigonematales: filamentos con ramificación verdadera. Una célula única puede tener dos puntos de crecimiento conducentes a la formación de dos nuevos filamentos a partir de esta célula. Morfológicamente, estas cianobacterias se encuentran entre los organismos procariotas de mayor complejidad.








*Anabaena,* una cianobacteria común en los estanques y lagos de agua dulce. Englobadas dentro de la vaina, las células se dividen formando paredes transversales. MET, barra de referencia = 5 µm. (Fotografía por cortesía de N. J. Lang; dibujo de R. Golder.)



# M-8 Cloroxibacterias



**(Procloröfitos)**

Del griego, *chloros,* verde claro.

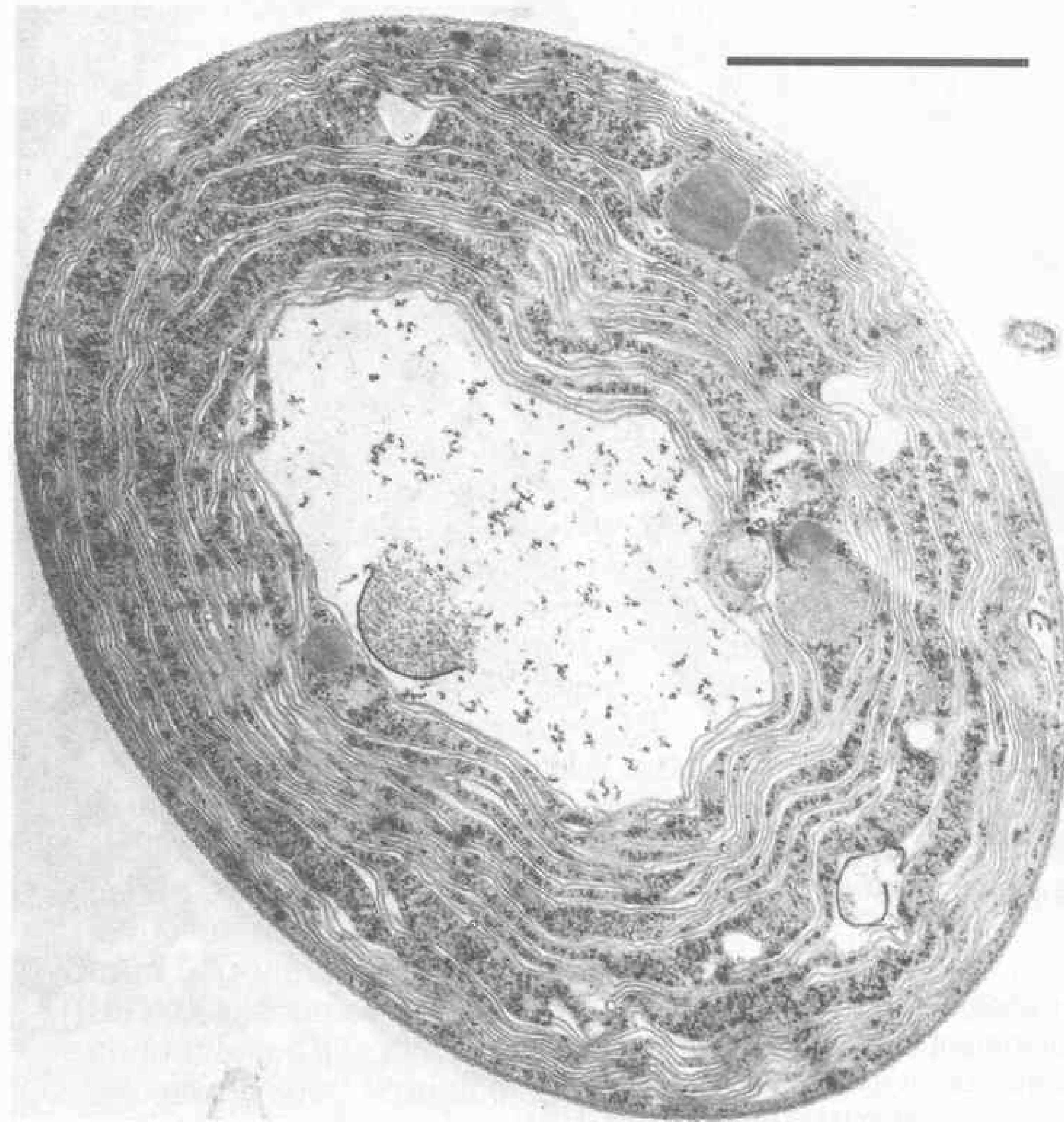
Las cloroxibacterias fueron descritas por primera vez a finales de los años sesenta. Aunque se las conocía con anterioridad, siempre se había supuesto que eran protistas del tipo de las algas clorofíceas. Sin embargo, al ser estudiados detenidamente con el microscopio electrónico, se observó con claridad que estos cocoides eran procariotas. Fisiológicamente son como las algas: su fotosíntesis produce oxígeno según la ecuación fotosintética de las plantas (v. Phylum M-7). Morfológicamente, en cambio, son bacterias fotosintéticas, como las cianobacterias. Han sido denominadas proclorófitos para indicar su relación con las plantas verdes (*phyton* es una palabra griega que significa planta), y en realidad son muy similares a los órganos fotosintéticos de las algas verdes y las plantas, los cloroplastos. No obstante, el nombre que nosotras sugerimos es el de Cloroxibacterias, por su estructura de tipo bacteriano, no de tipo vegetal, y porque son productores verdes de oxígeno.

A diferencia de todas las demás bacterias fotosintéticas, y a semejanza de las algas verdes y las plantas, las cloroxibacterias contienen clorofila *b,* además de clorofila *a.* Se conocen siete cepas, todas ellas pertenecientes al género *Prochloron,* procedentes principalmente del sur del océano Pacífico. Tienen forma cocoidal sencilla y carecen de movimiento. Todas ellas se han encontrado en asociación extracelular con invertebrados tropicales y subtropicales, generalmente con cordados marinos del *subphylum* Tunicados (Phylum A-32, Cordados). *Prochloron* ha sido hallado en dos especies de *Didemnum,* formando colonias superficiales de color gris o blanco en *D. carneolentum* y colonias internas (pero no intracelulares) en la cavidad cloacal de *D. ternatanum.* También forman colonias en la cloaca de *Diplosoma virens, Lissoclinum molle, Lissoclinum patella* y *Trididemnum cyclops.* La razón por la que sólo se desarrollan en la superficie o en la cloaca de estos huéspedes tunicados nos es totalmente desconocida. Debido a que hasta la fecha no se han encontrado técnicas para cultivar *Prochloron* en ausencia del huésped animal, nuestro conocimiento sobre la naturaleza de la simbiosis es prácticamente nulo.

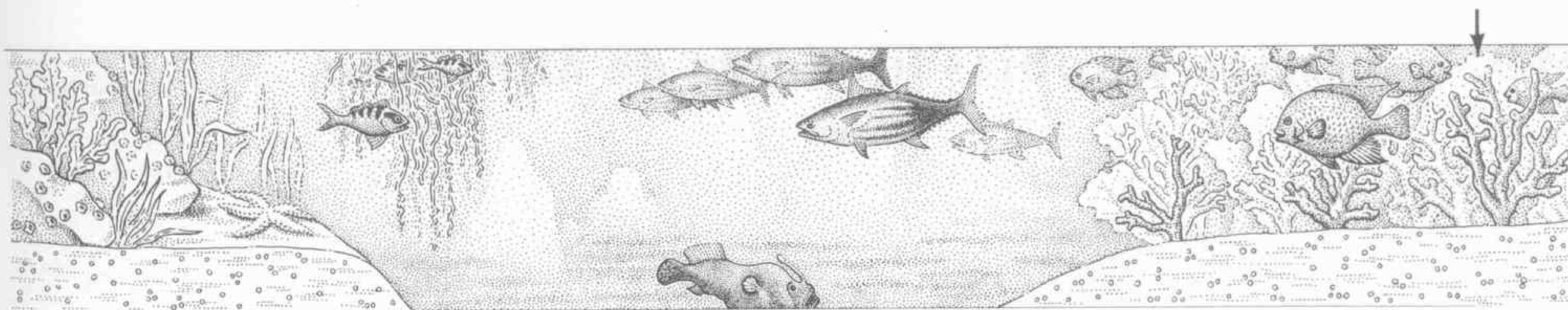
Todas las especies de *Prochloron* son unicelulares y esféricas, con diámetros de 6 a 24 µm, según las especies. Sus paredes celulares son típicamente procarióticas: son sensibles al enzima lisozima y contienen ácido murámico. Carecen de las ficobiliproteínas de las cianobacterias, pero tienen pigmentos carotenoides. Un gran porcentaje del contenido en carotenos es debido al ß-caroteno, el pigmento de las zanahorias, algas verdes, plantas y cianobacterias. A diferencia de muchos procariotas, *Prochloron* almacena α-1-4 glucano, un hidrato de carbono muy ramificado típico de los procariotas. Por otra parte, *Prochloron* también contiene una molécula linear tipo amilosa, parecida al almidón de las plantas y algas verdes.

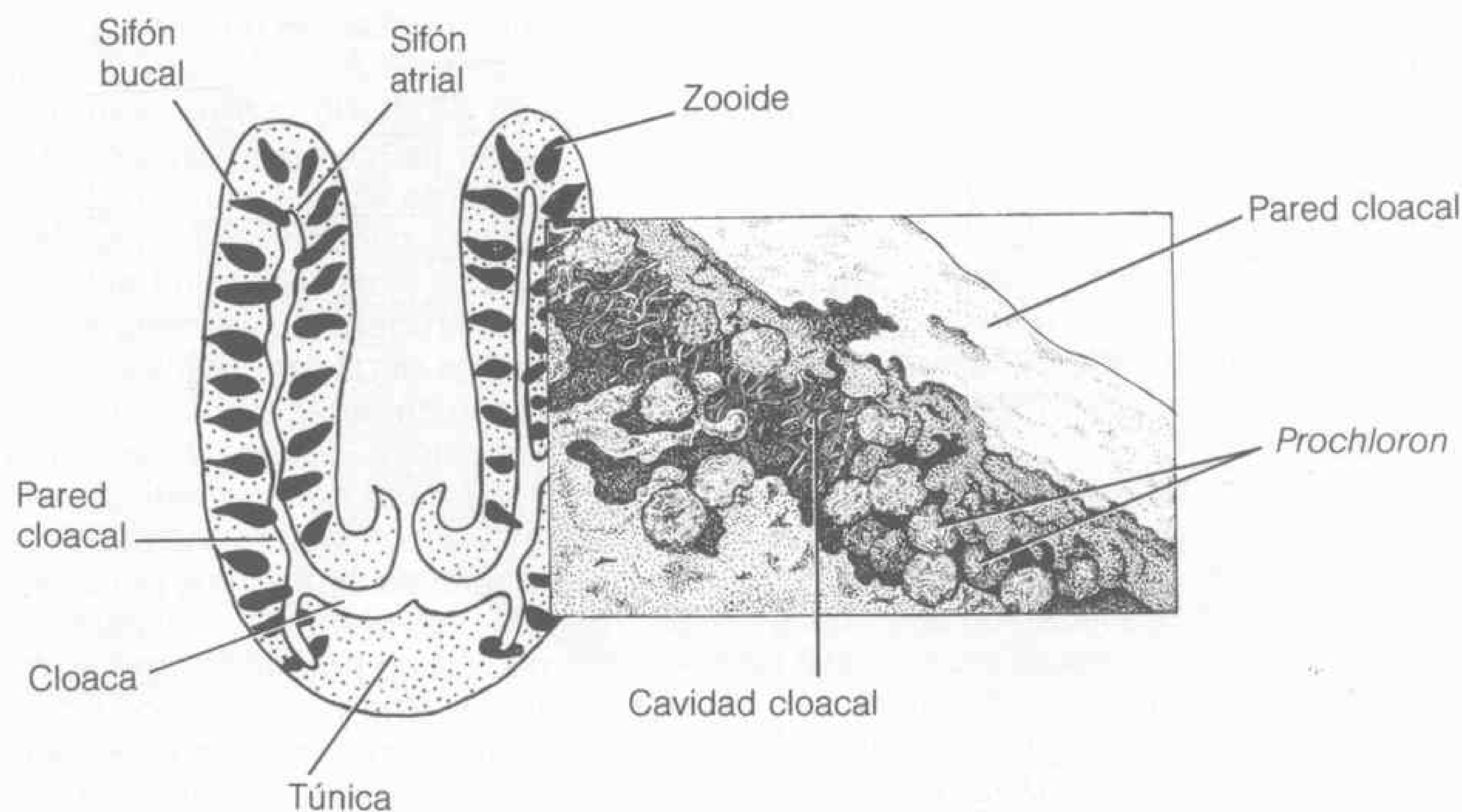
Aparentemente, *Prochloron* carece de sacarosa, el azúcar sintetizado normalmente por las algas verdes y las plantas, pero tiene, en cambio, pequeñas cantidades de glucosa y otros azúcares de moléculas más pequeñas (de 4 o 5 carbonos), y alcoholes derivados de los azúcares. *Prochloron* no contiene ß-hidrobutirato, una sustancia que puede constituir más de la mitad del peso seco de muchas bacterias gramnegativas. Tampoco tiene cianoficina, un copolímero de la arginina y del ácido aspártico que se encuentra frecuentemente en forma de gránulos en las cianobacterias.

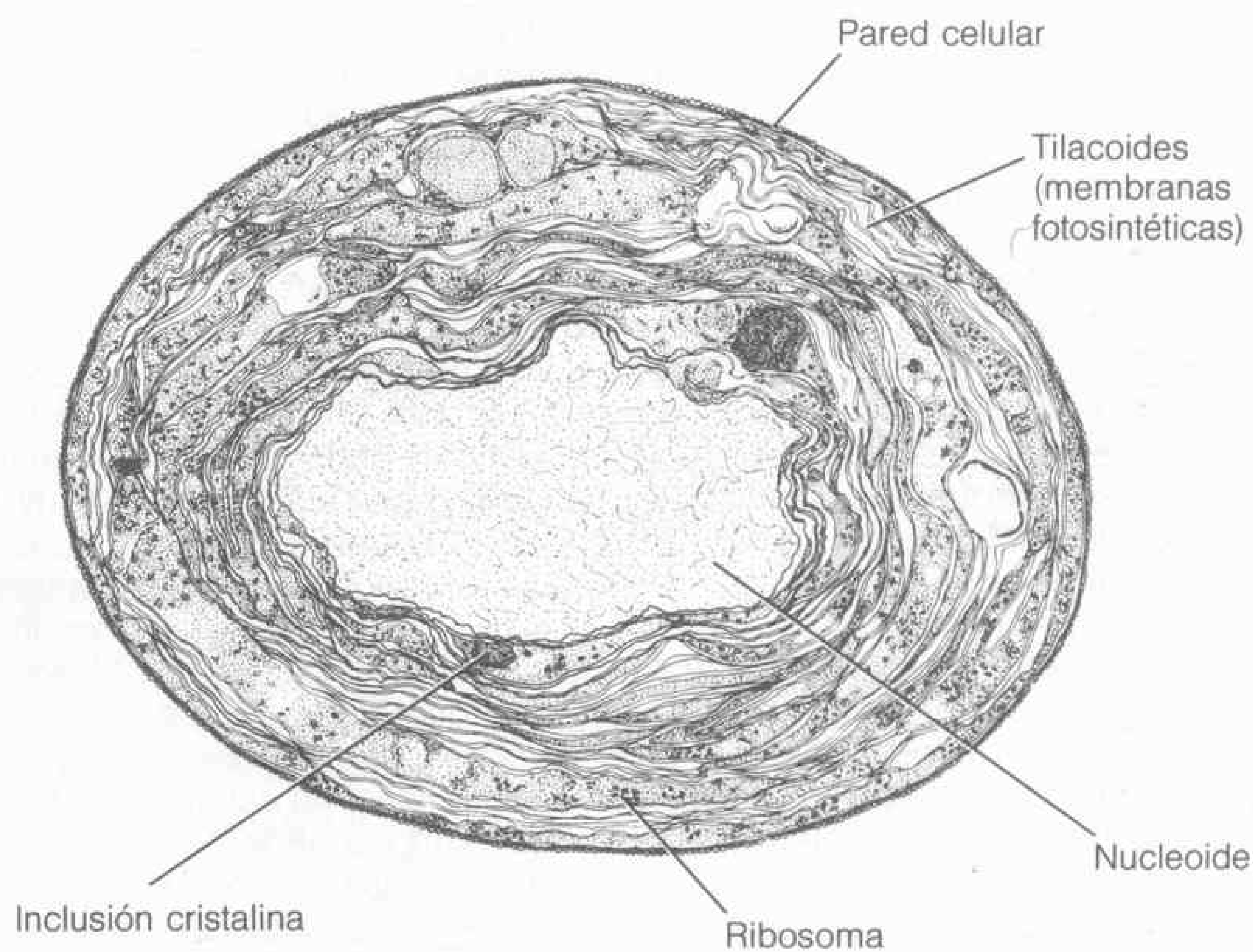
En resumen, se puede considerar a *Prochloron* como un duplicado procariota, de vida libre, de los cloroplastos de las algas verdes y plantas.

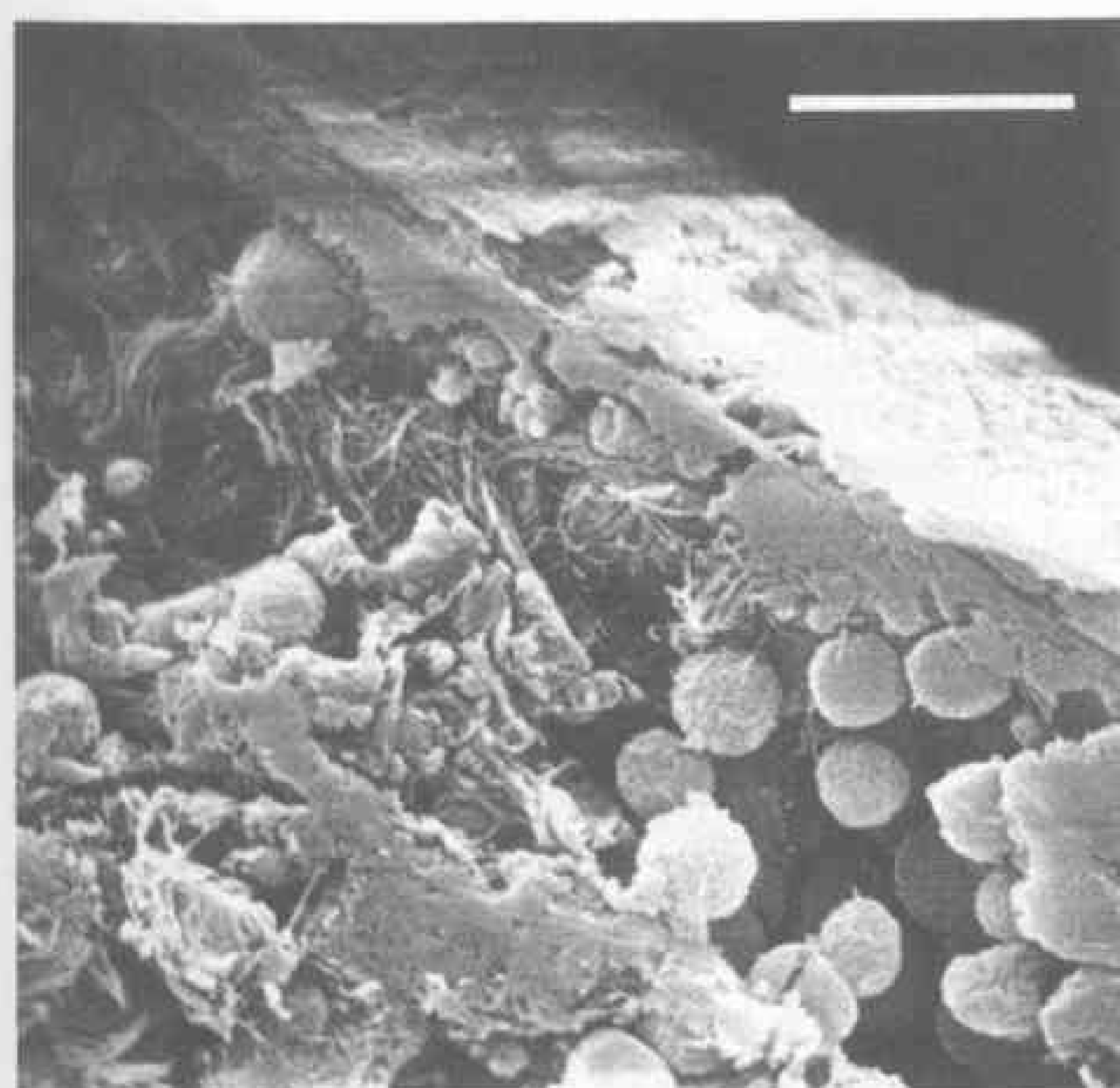


**A** Sección transversal de *Prochloron,* obtenido del tunicado *Diplosoma virens* (Phylum A-32, Cordados). MET, barra de referencia = 2 µm. [Cortesía de J. Whatley y R. A. Lewin, *New Phytologist* 79 (1977), 303-313.]





**B** Pared cloacal de *Lissoclinum patella* con pequeñas esferas verdes incrustadas de *Prochloron.* El tunicado *Lissoclinum patella* se encuentra en el Pacífico Sur. MEB, barra de referencia = 20 μm. (Cortesía de J. Whatley.)

**C** Sección transversal de un tunicado típico (arriba, a la izquierda), células de *Prochloron* incrustadas en la pared cloacal del tunicado (arriba, a la derecha), y una sección transversal de una célula única de *Prochloron* (abajo). (Dibujos de E. Hoffman.)

# M-9 Bacterias aerobias fijadoras de nitrógeno

*Azomonas*
*Azotobacter*
*Beijerinckia*
*Derxia*
*Rhizobium*

Muchos bacteriólogos consideran que las bacterias fijadoras de nitrógeno tienen suficiente entidad propia como para formar una familia, a la que denominan Azotobacteriáceas o Rizobiáceas. Todos sus miembros son gramnegativos y muchos son flagelados. Aunque son aerobios estrictos, muchos de ellos pueden crecer a presiones de $O_2$ menores que la atmosférica, y, por otra parte, algunos prefieren aguas con sobresaturación de oxígeno. Se distribuyen ampliamente por los suelos y las aguas de todo el mundo, y a menudo se han aislado de la superficie de las hojas. Se reconocen cinco géneros: *Azotobacter, Azomonas, Beijerinckia, Derxia* y *Rhizobium.*

Los miembros del género *Azotobacter* son células ovoides de tipo bacilar que producen abundante mucílago extracelular, crecen rápidamente y forman quistes. Éstos son estructuras esféricas de pared gruesa, resistentes a la desecación que contienen a las células, cuya forma es más bien de tipo bacilar. Estas bacterias respiran hidratos de carbono para su crecimiento. Muchas de ellas forman pigmentos negros insolubles en el agua.

Las bacterias pertenecientes al género *Azomonas* son muy parecidas a las del género *Azotobacter,* pero no producen quistes ni esporas. Son células de mayor tamaño (unos 2 µm de diámetro) y se encuentran por parejas, en masa o de modo individual. Al igual que las bacterias del género *Azotobacter,* también producen mucílago. Las células típicas de *Azomonas* se mueven gracias a un flagelo polar o a flagelos perítricos.

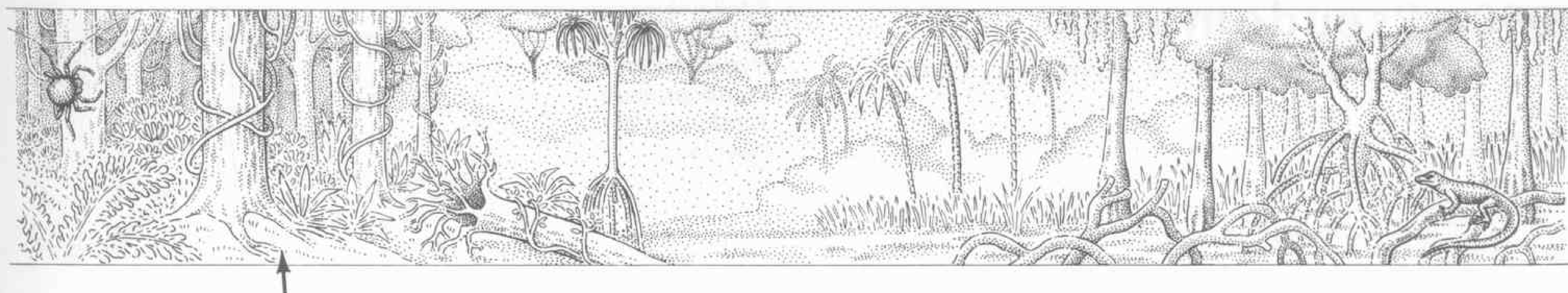
Nombradas en honor del gran microbiólogo alemán M. W. Beijerinck (1851-1931), las bacterias pertenecientes al género *Beijerinckia* son pequeños bacilos que se engloban en una compacta matriz mucilaginosa o gomosa de su propia producción. En ambos extremos de las células se encuentran unos visibles corpúsculos, compuestos por un material lipídico producido por la célula. Las bacterias del género *Beijerinckia* tienden a crecer más lentamente que las de los géneros *Azotobacter* y *Azomonas.*

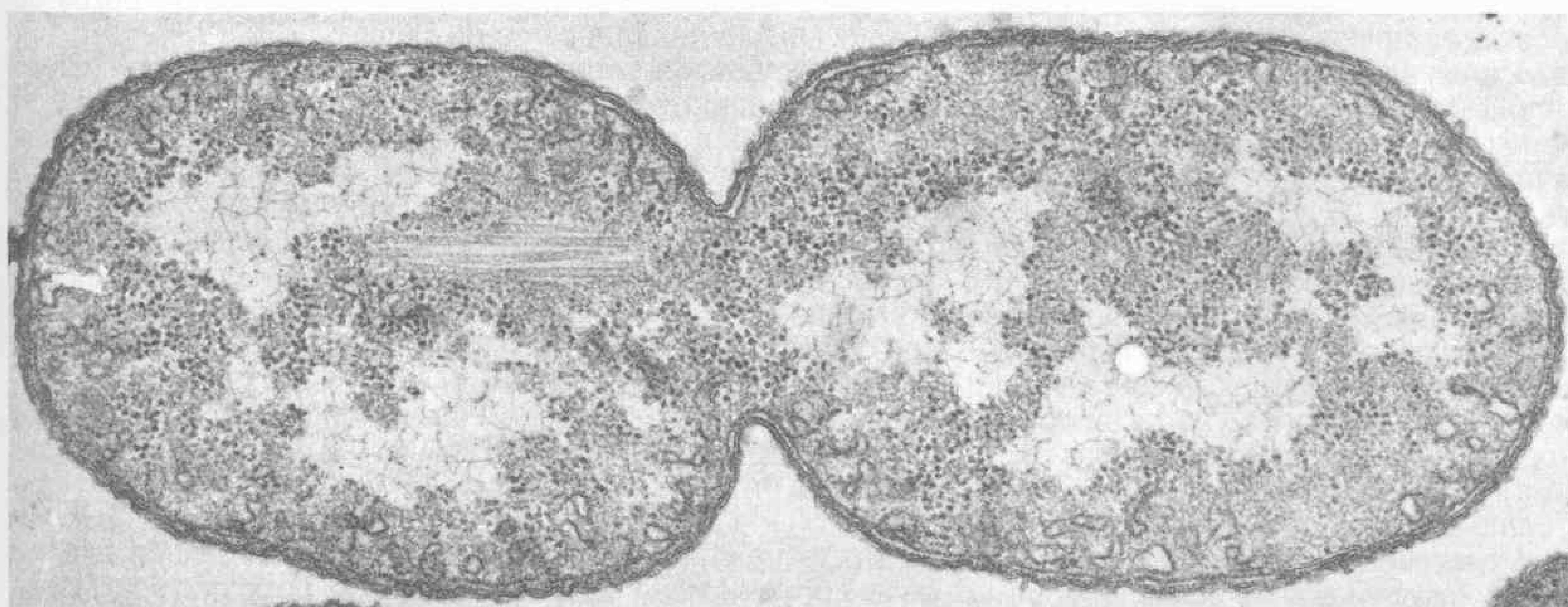
El género *Derxia* es muy semejante a *Beijerinckia.* No obstante, los corpúsculos lipídicos de estas células, a diferencia de los cuerpos lipídicos de los demás géneros del grupo, son catalasa-negativos, es decir, no son capaces de sintetizar el enzima catalasa (porfirina que contiene hierro), el cual descompone el peróxido de hidrógeno, tóxico, en agua y oxígeno. Las células de *Derxia* pueden tener varias formas, pero generalmente son bacilos con los extremos redondeados, y algunas alcanzan tamaños relativamente grandes. No se conoce la existencia de quistes o esporas. Las bacterias del género *Derxia* oxidan una amplia gama de alcoholes y ácidos para su crecimiento. En el laboratorio crecen en colonias que al final tienen un aspecto arrugado y toman un color de caoba. Se han encontrado en los suelos de las regiones tropicales de Asia, África y Suramérica. Los miembros de *Derxia* crecen de modo óptimo entre temperaturas de 25 a 35 °C.

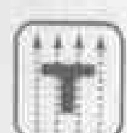
Todas las células pertenecientes al género *Rhizobium* tienen movimiento y no forman quistes ni esporas. El éxito espectacular de las leguminosas, la familia de las legumbres, se debe en gran parte a su simbiosis con bacterias del género *Rhizobium,* fijadoras de nitrógeno. Las judías, la alfalfa, la soja, las lentejas, el trébol y muchos otros productos agrícolas de gran importancia económica son capaces de crecer en suelos empobrecidos en nitrógeno gracias a sus bacterias simbiontes. Algunas especies de *Rhizobium* se hallan relativamente especializadas y sólo forman simbiosis con determinadas especies de plantas hospedantes. Las bacterias simbiontes penetran por los diminutos pelos radicales de las plantas y posteriormente inducen en la planta la formación de nódulos compuestos por células infectadas por las bacterias. Una vez dentro de las células del huésped, los simbiontes sufren una transformación: son incapaces de moverse o reproducirse y en este estado reciben el nombre de bacterioides. En estos nódulos se efectúa la fijación de nitrógeno.

Como todos los eucariotas, la planta por sí sola es incapaz de fijar nitrógeno y, asimismo, *Rhizobium* en el suelo tampoco tiene esta capacidad. Según muestran experimentos recientes, la capacidad fijadora de nitrógeno existe en *Rhizobium* en el suelo, pero se halla inhibida. La planta puede anular la represión después de que las bacterias simbiontes se hayan transformado en bacterioides en los nódulos. Esta anulación también puede llevarse a cabo en cultivos bacterianos bajo determinadas condiciones. Todos los procariotas fijadores de nitrógeno son capaces de transformar el nitrógeno atmosférico ($N_2$) en nitrógeno orgánico ($R\text{-}NH_2$). Para realizarlo necesitan un complejo enzimático compuesto por dos proteínas interactuantes: la molibdoferrodoxina y la azoferrodoxina. Las dos contienen hierro y azufre, pero la molibdoferrodoxina contiene también molibdeno. Así pues, las bacterias fijadoras de nitrógeno requieren molibdeno para su desarrollo, aunque en algunos medios éste pueda ser reemplazado por vanadio.

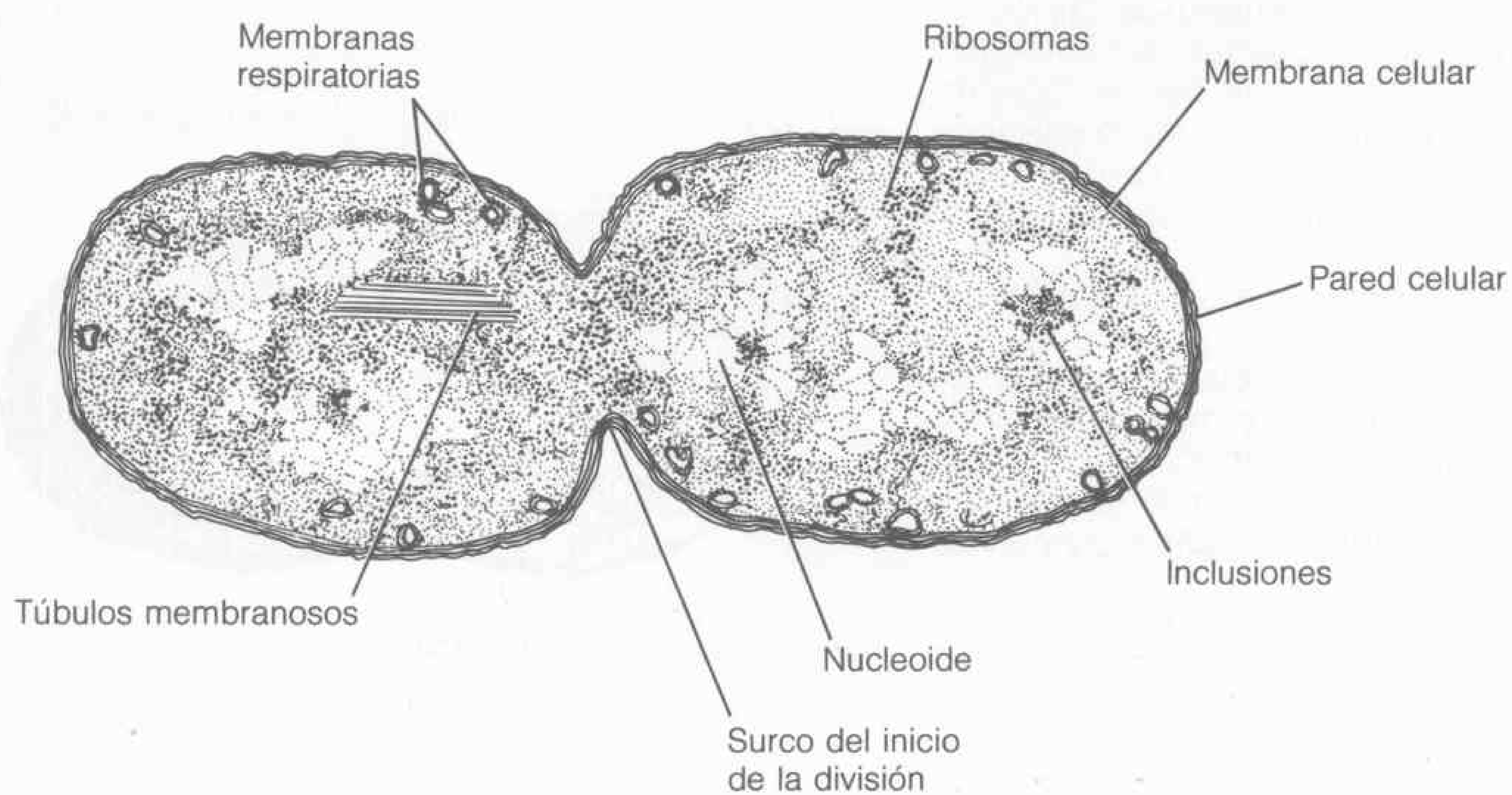
Sin la capacidad de fijación de nitrógeno de las bacterias de este *phylum,* todos nosotros sufriríamos una grave deficiencia proteica. Extraer el nitrógeno de la atmósfera es un proceso altamente costoso, como saben muy bien los productores de fertilizantes. Aunque estas bacterias también pagan por ello (deben depender de los hidratos de carbono producidos por la planta huésped), la asociación es ventajosa porque pueden crecer sin apenas competencia, en ambientes muy pobres en compuestos de nitrógeno.







*Azotobacter vinelandii*, organismo frecuente en los suelos de los jardines. En esta fotografía, la división en dos células hijas está casi terminada. MET, barra de referencia = 1 μm. (Fotografía por cortesía de W. J. Brill; dibujo de I. Atema.)



# M-10 Pseudomonas

Del griego, *pseudes,* falso; *monos,* único, solitario.

***Bdellovibrio***
***Halobacterium***
***Hydrogenomonas***
***Pseudomonas***
***Xanthomonas***
***Zoogloea***

Las pseudomonas son las hierbas del mundo bacteriano. Como grupo tienen una capacidad asombrosa de descomponer cualquier tipo de compuestos orgánicos del carbono. No sólo pueden metabolizar los azúcares, ácidos orgánicos y alcoholes, sino también algunos compuestos orgánicos cíclicos, como los que se encuentran en el petróleo, los polisacáridos complejos, las más resistentes fibras naturales y una gran gama de productos metabólicos vegetales.

Las pseudomonas tienen, normalmente, aspecto bacilar, son gramnegativas, de forma recta o ligeramente curvada, con un único o varios flagelos en un extremo. Todas contienen catalasas y usan el oxígeno como aceptor final de electrones en la respiración. Algunas también pueden respirar anaeróbicamente utilizando el nitrato como aceptor final de electrones y reduciéndolo a nitrito, óxido nitroso o nitrógeno molecular. Muchas de ellas pueden crecer en un medio mineral muy simple, con uno o dos compuestos de carbono, como el metanol, etanol y acetato como única fuente de energía. Sin embargo, no pueden fermentar compuestos de carbono (descomponerlos anaeróbicamente, utilizándolos como aceptores de electrones). Las pseudomonas han de respirar sus fuentes alimenticias y, así pues, producen $CO_2$.

El *phylum* toma el nombre del extensísimo género *Pseudomonas. Hydrogenomonas,* la pseudomona metabólicamente más distintiva, crece a partir de sustancias inorgánicas puras: oxida el hidrógeno molecular con oxígeno atmosférico para obtener energía, y usa $CO_2$ como fuente de carbono. *Hydrogenomonas* y todas las demás pseudomonas autótrofas lo son de modo facultativo; también pueden alimentarse de compuestos orgánicos, vía que utilizan preferentemente si se les da la opción.

*Xanthomonas* es un género de bacilos rectilíneos, de color amarillento, cuyas colonias desarrolladas en placas de agar-agar tienen un color también amarillo. Se encuentran en las plantas. Las bacterias del género *Xanthomonas* tienen unos requerimientos nutritivos mucho más complejos que las del género *Pseudomonas.* Muchos miembros del género *Xanthomonas* son patógenos de las plantas superiores, a las que causan gran variedad de enfermedades, entre ellas manchas foliares y cancros.

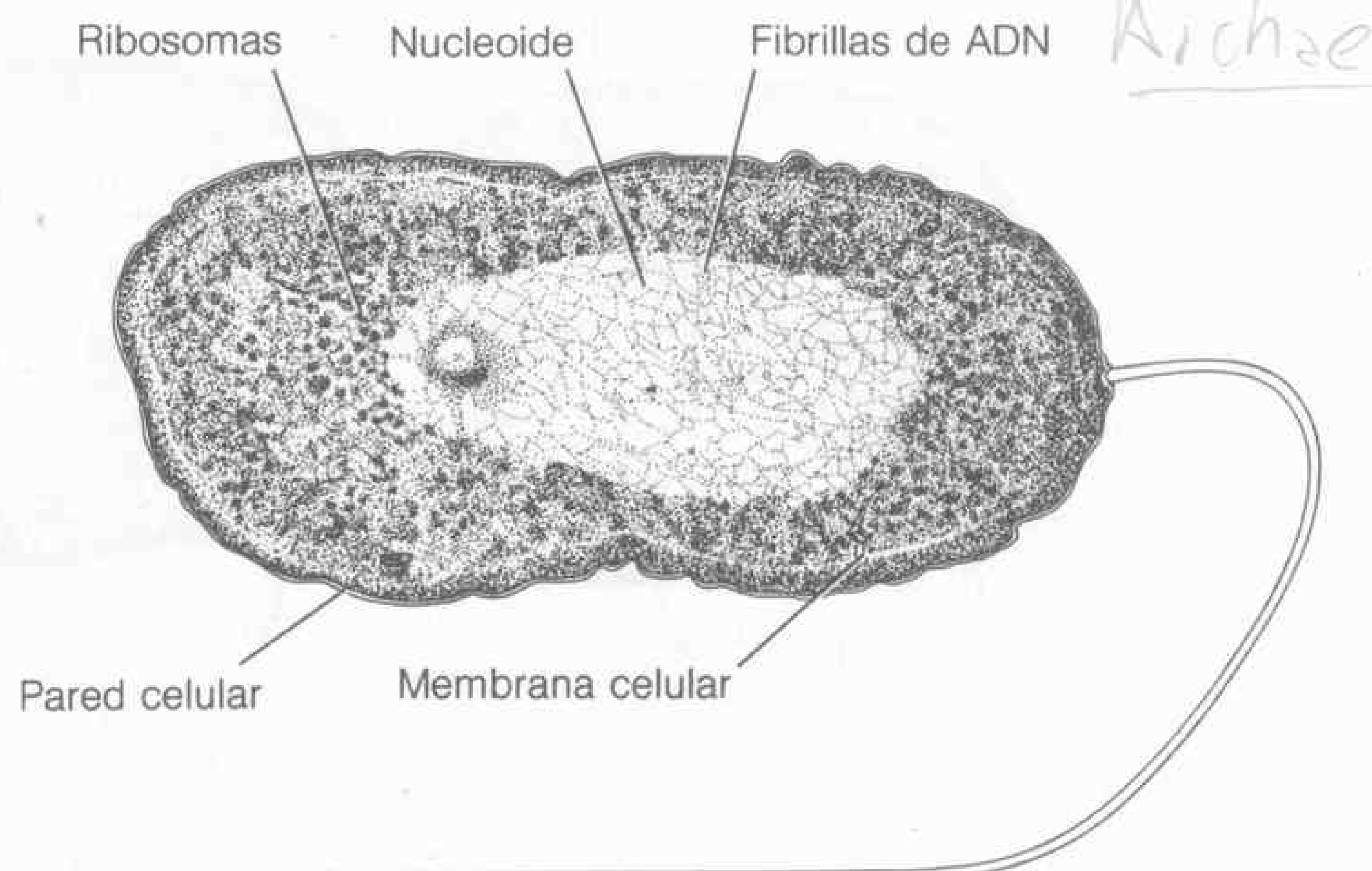
Una bacteria del género *Zoogloea* empieza su ciclo vital de modo individual, y tiene movimiento gracias a un único flagelo polar. Tras reproducirse y formar una gran población en lagos y estanques, las células se agregan en flóculos o masas globosas que son visibles a simple vista, de las que se extienden unas prolongaciones a modo de dedos, de recia consistencia. La coherencia de la colonia se debe al entrecruzamiento de unas fibrillas producidas por las células.

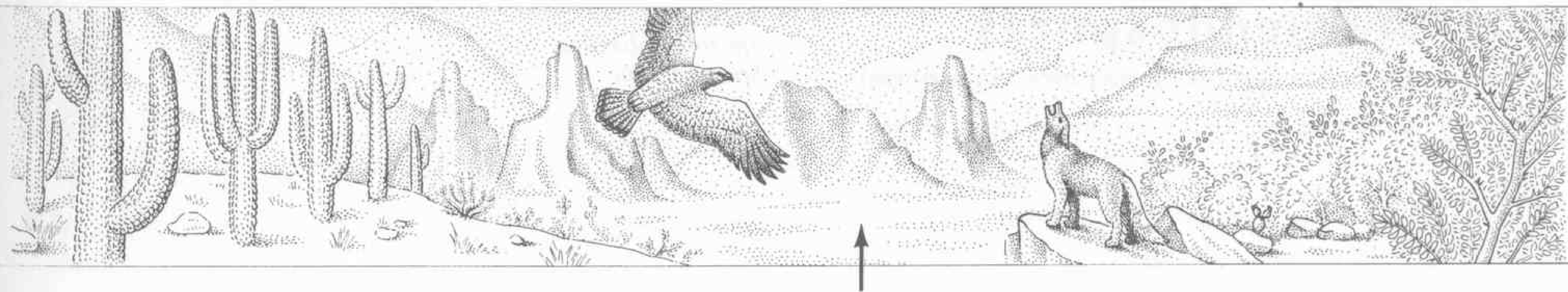
Las especies de este género no pueden descomponer hidratos de carbono de cadena larga. No obstante, pueden oxidar todo tipo de azúcares, etanol y ciertos aminoácidos. Para su crecimiento, además de varias vitaminas que pueden ser estimulantes, necesitan la vitamina $B_{12}$. Hay sólo dos especies reconocidas: *Z. ramigera,* aislada originalmente en aguas residuales, y *Z. filipendula,* aislada en pistones y otros objetos en pozos de abastecimiento de agua cerca de Berlín.

Los miembros del género *Bdellovibrio* son bacilos curvados de pequeño tamaño con un flagelo polar. Algunas especies son propias de agua dulce y otras son marinas. Estas asombrosas bacterias depredadoras se reproducen sólo en el periplasma de sus víctimas, normalmente omnibacterias (M-14).

Las dos especies del género *Halobacterium, H. halobium* y *H. salinarum,* se hallan incluidas en el grupo de las pseudomonas por su metabolismo obligadamente aerobio y por su morfología: son cocos o bacilos gramnegativos. También tienen movimiento. Sin embargo, se diferencian claramente de las otras pseudomonas por su extraña adaptación a la salinidad. Viven en soluciones saturadas de cloruro sódico, en salinas y aguas salobres de todo el mundo. Producen carotenos de un brillante color rosado, que incluso puede ser observado desde aviones y satélites, en forma de una tela a cuadros de colores cálidos en las salinas. Muchas de sus proteínas han sido modificadas de modo que sólo funcionan a elevadas concentraciones de sal. Su pared celular se diferencia de la de las demás bacterias por carecer de derivados del ácido diaminopimélico y del ácido murámico. Las membranas lipoproteicas normales explotan o se colapsan a altas salinidades, pero los lípidos esenciales de *Halobacterium* incluyen derivados de gliceroldiéter que estabilizan la membrana a altas concentraciones de sal.

Un análisis de los ribosomas y los lípidos de los halobacterios indica que estas bacterias están más relacionadas con las bacterias metanogénicas que con las demás pseudomonas. Algunos taxónomos los sitúan junto con las bacterias metanogénicas en un reino separado, llamado de las Arquibacterias (v. Phylum M-5).





Vista longitudinal (a la derecha) y transversal (a la izquierda) de *Pseudomonas multivorans.* Las pseudomonas son muy ubicuas en los suelos y en el agua. MET, barra de referencia = 1 µm. (Fotografía por cortesía de S. Holt y T. G. Lessie; dibujo de I. Atema.)

# M-11 Aeroendosporas

**(Bacterias aerobias formadoras de esporas)**

Del griego, *aer*, aire; *endos*, interior; *spora*, semilla.

***Bacillus***
***Sporolactobacillus***
***Sporosarcina***

Las endosporas formadas en el interior de las células de todos los miembros de este *phylum* son estructuras reproductoras especializadas que resisten la desecación y el calor. Contienen un compuesto especial, el dipicolinato cálcico, que constituye del 5 al 15% del peso seco de las esporas. El núcleo de la espora contiene una copia del material genético de la bacteria madre. Esta copia se halla incluida en el interior de una corteza de peptidoglicano (unidades peptídicas unidas a azúcares nitrogenados) rodeada por una capa exterior llamada la cubierta de la espora. La morfogénesis de la espora es bastante complicada.

La mayor parte de las bacterias de este grupo son grampositivas y se mueven gracias a flagelos perítricos o de inserción lateral. Las bacterias pertenecientes a este *phylum* son aerobias obligadas o facultativas; y todas son capaces de respirar oxígeno. Se reconocen como mínimo tres géneros: *Bacillus*, un género de gran importancia, *Sporosarcina* y *Sporolactobacillus*.

El género *Bacillus* comprende unas 50 especies, con centenares de cepas distribuidas en una multitud de hábitats por toda la biosfera. Los bacilos en crecimiento son, normalmente, y tal como su nombre indica, de forma bacilar, y sus esporas son esféricas o elípticas. Una «célula madre» produce una única espora que, transportada por el aire, puede depositarse en cualquier parte. En este estadio latente, los bacilos pueden sobrevivir durante años sin agua ni nutrientes. Si hay disponibilidad de agua y nutrientes, la espora germina y comienza un crecimiento vegetativo hasta que escasea algún factor (el agua o los nutrientes). La esporulación se inicia cuando las condiciones pasan a ser desfavorables para el crecimiento. La posición de la espora en la célula madre puede ser central o terminal. Finalmente, la célula madre se reseca o se desintegra, liberando la espora.

Durante sus fases de crecimiento activo, muchas de las cepas de bacilos producen antibióticos. La mayor parte de ellas producen ácido y todas pueden metabolizar la glucosa. Algunas cepas producen gas o acetoína como productos de la degradación de la glucosa. Muchas especies pueden hidrolizar el almidón a glucosa y otras muchas producen pigmentos, como por ejemplo la anaranjada pulquerrinina y la oscura melanina.

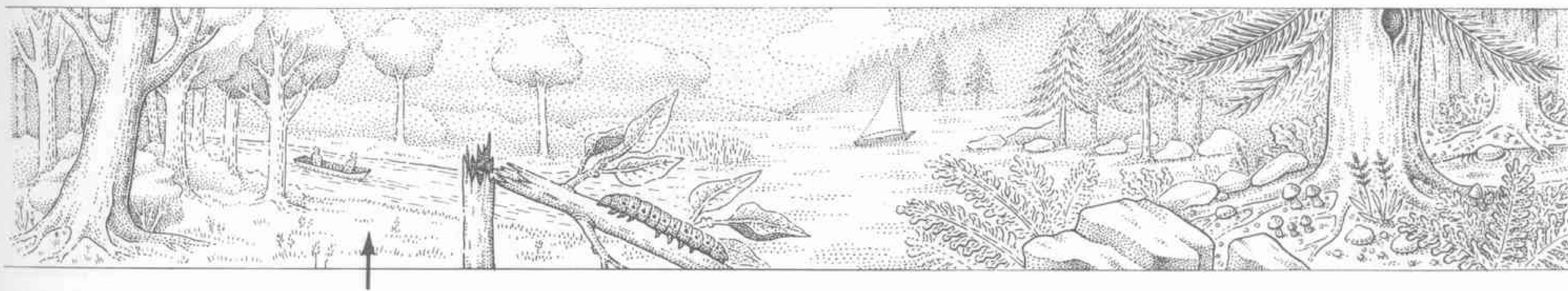
Gran cantidad de especies descomponen recias sustancias vegetales, como la pectina, polisacáridos e incluso la celulosa. La capacidad de degradar la celulosa es poco frecuente en la biosfera, lo que explica la persistencia de la hojarasca en un bosque, del petróleo, la turba, el carbón y otros sedimentos ricos en materia orgánica. Los bacilos que descomponen la celulosa se han aislado del intestino de termitas ingestoras de madera.

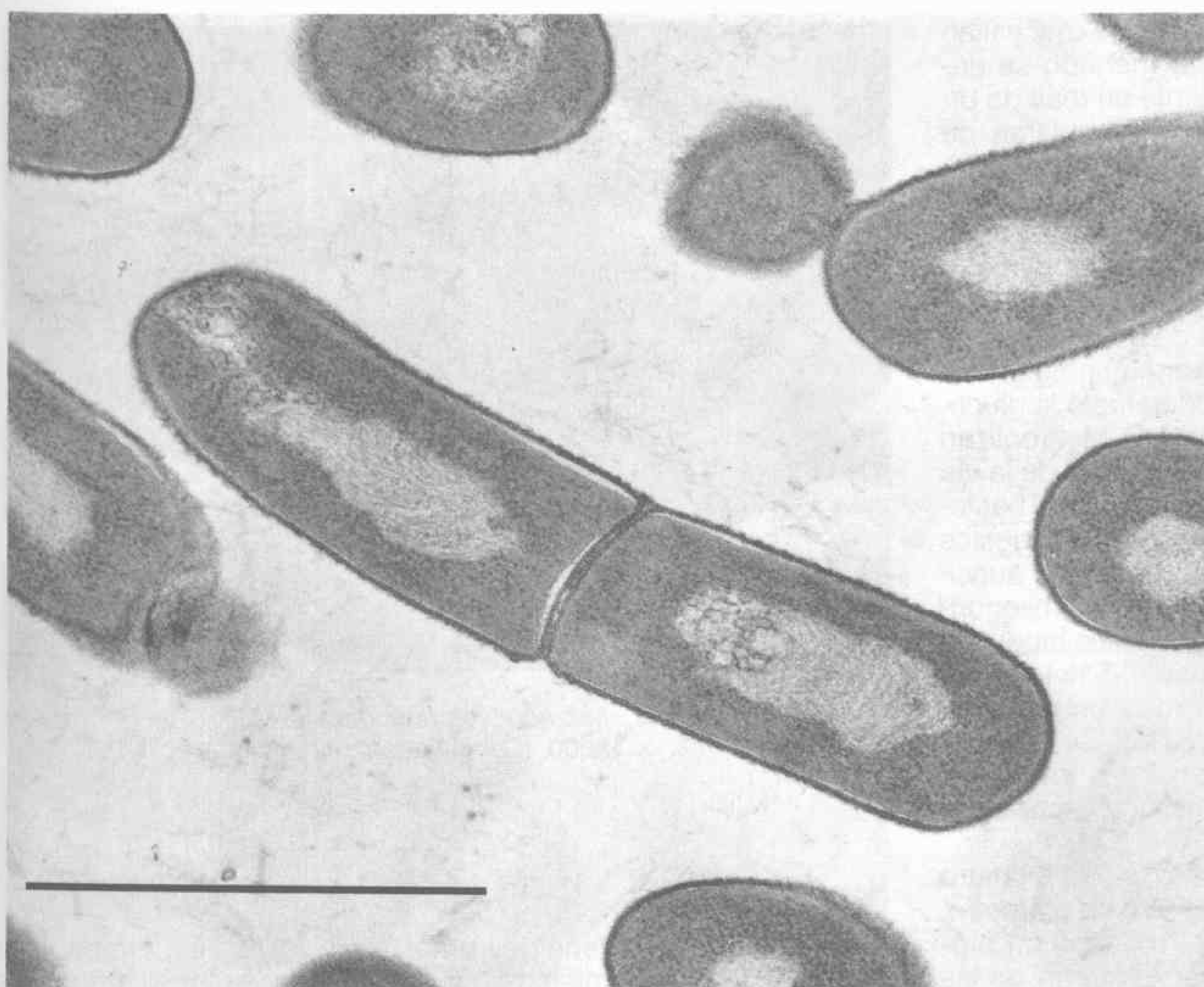
Entre las distintas cepas de bacilos hay una gran variedad de requerimientos para el crecimiento: mientras unas especies tienen una gran tolerancia frente a la sal, e incluso la necesitan, otras especies no la toleran. Ciertas cepas necesitan vitaminas y complejos factores de crecimiento, mientras que otras prescinden de ellos. Algunas pueden fijar nitrógeno molecular de la atmósfera, pero muchas tienen requerimientos de nitrógeno mucho más complicados. Algunas pueden crecer a temperaturas de −5 °C; algunas cepas, llamadas psicrófilas, tienen su crecimiento *óptimo* a −3 °C. Por otro lado, las especies termófilas, que se hallan en los manantiales de agua caliente, crecen a temperaturas superiores a los 45 °C.

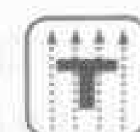
Por razones y mecanismos desconocidos, las colonias enteras de bacilos pueden moverse, con un movimiento rotatorio unitario. Algunos bacilos tienden a formar cadenas, dando lugar a colonias que se caracterizan por sus protuberancias.

El género *Sporosarcina* tiene una única especie: *S. ureae*, de células esféricas de 1 o 2 µm de diámetro que generalmente se unen formando tétradas (paquetes de cuatro células). Ocasionalmente crece formando unos distintivos empaquetamientos cúbicos, característica que se refleja en su nombre (*sarcina* es una palabra latina que significa paquete). La urea, producto metabólico excretado por muchos animales, es convertido por *S. ureae* en carbonato de amonio.

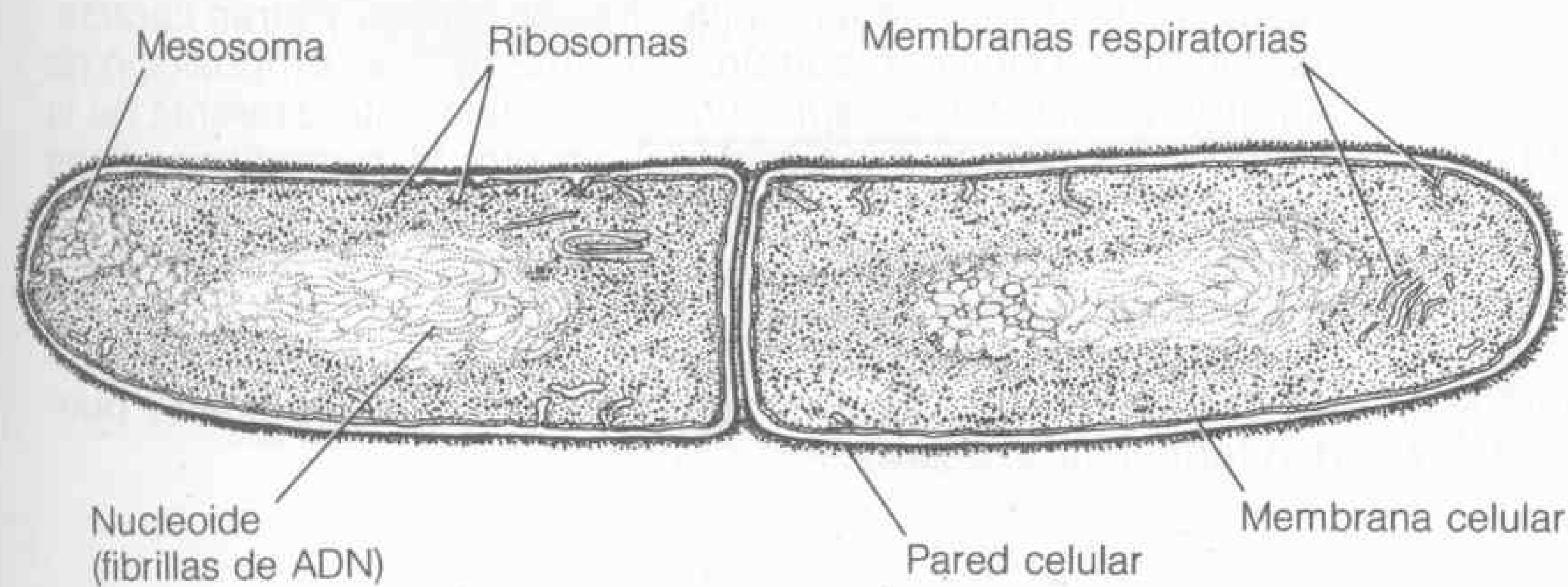
Aparentemente, el metabolismo de *Sporolactobacillus* es muy parecido al de *Lactobacillus* (Phylum M-2, Bacterias fermentadoras), pero, a diferencia de él, puede producir endosporas y respirar en presencia de $O_2$.

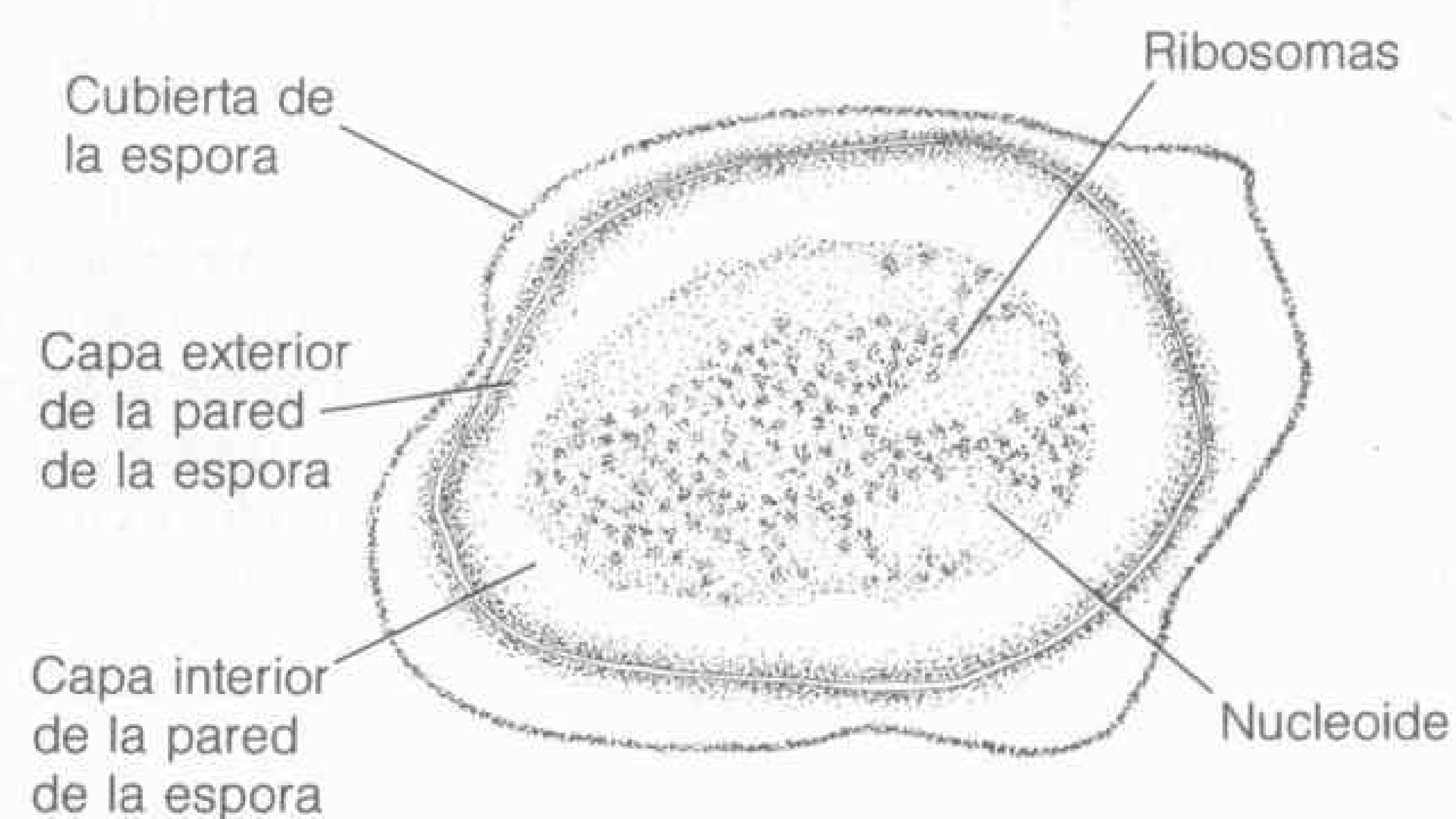






Este bacilo acaba de dar término a su división en dos células hijas. Estos bacilos formadores de esporas son comunes tanto en el agua como en la tierra. MET, barra de referencia = = 1 µm. (Fotografía por cortesía de E. Boatman; dibujos de I. Atema.)



# M-12 Micrococos

Del griego, *mikros*, pequeño; del latín, *coccus*, grano.

*Aerococcus*
*Gaffkya*
*Micrococcus*
*Paracoccus*
*Planococcus*
*Sarcina*
*Staphylococcus*

Los micrococos son bacterias grampositivas que necesitan oxígeno para vivir. Son células esféricas, que a menudo se encuentran solas o por pares. Se dividen típicamente en más de un plano, produciendo tétradas, paquetes cúbicos irregulares de cuatro células. No forman esporas y muchas de ellas no son móviles.

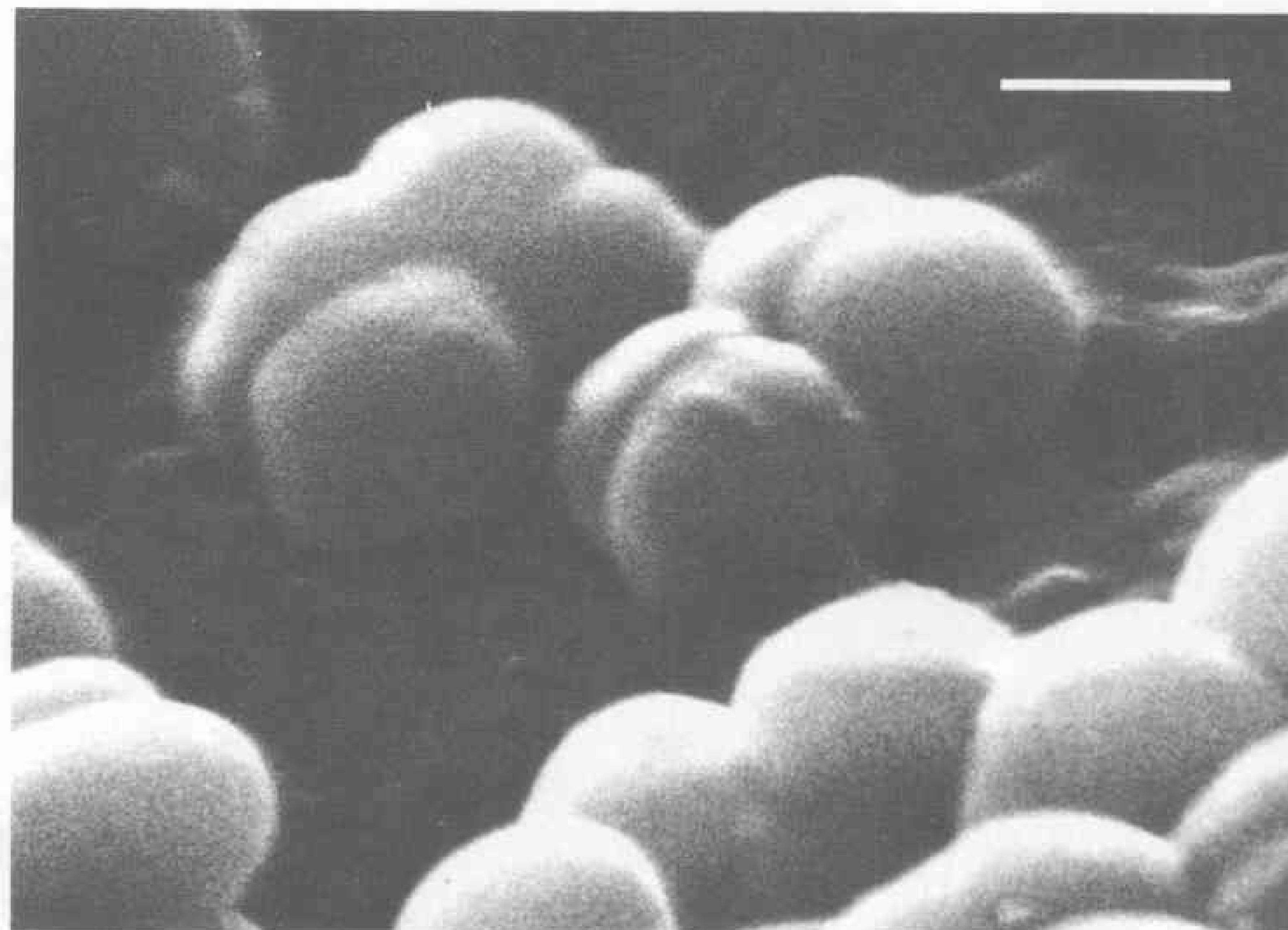
Los micrococos son aerobios estrictos o facultativos. Algunos pueden fermentar, pero todos respiran, utilizando al oxígeno como aceptor final de electrones. Sintetizan unos pigmentos respiratorios llamados citocromos y una clase de quinonas, también implicadas en la respiración, llamadas menaquinonas. Muchas especies metabolizan azúcares, como por ejemplo la glucosa, que se oxida a acetato o totalmente a $CO_2$ y $H_2O$. Metabolizan la glucosa por la vía de la hexosa monofosfato, en lugar de la vía de Embden-Meyerhof usada por los eucariotas y muchas bacterias heterótrofas. Algunas especies también oxidan compuestos orgánicos más pequeños, como piruvato, acetato, lactato, succinato y glutamato mediante el ciclo de Krebs, típico de las mitocondrias. Algunos micrococos pueden crecer en ambientes hipersalinos, con porcentajes de sal en el agua cercanos al 5 % (el agua de mar tiene aproximadamente el 3,4 %). Todos descomponen el peróxido de hidrógeno mediante el enzima catalasa.

Se han reconocido como mínimo siete géneros: *Planococcus, Aerococcus, Micrococcus, Sarcina, Gaffkya, Paracoccus* y *Staphylococcus*.

Los miembros del género *Planococcus* tienen de uno a cuatro flagelos. Sus células son esferas pequeñas de 1 µm de diámetro, a menudo reunidas en pares, tríos o tétradas. Producen un pigmento insoluble en agua, de color amarillo-limón y forman, en las placas de agar-agar, unas colonias lisas, brillantes, ligeramente convexas.

Las bacterias pertenecientes al género *Aerococcus* tienen una fuerte tendencia a crecer en tétradas. Estos pequeños cocos, de 1 a 2 µm de diámetro, son homofermentativos, es decir, el producto de su fermentación de los azúcares es un único ácido. Son microaerofílicos, con crecimiento óptimo a concentraciones de $O_2$ menores que las atmosféricas.

El género *Micrococcus* tiene varias especies, algunas de ellas con movimiento. *M. luteus* se caracteriza por la producción de un pigmento amarillo y *M. roseus* por la de uno rojizo. La pared celular de *M. luteus* se caracteriza por contener unidades peptídicas de L-lisina. Las bacterias pertenecientes a este género tienen sistemas multienzimáticos de transporte de electrones ligados a la membrana celular. Estos sistemas contienen citocromos *a, b* y



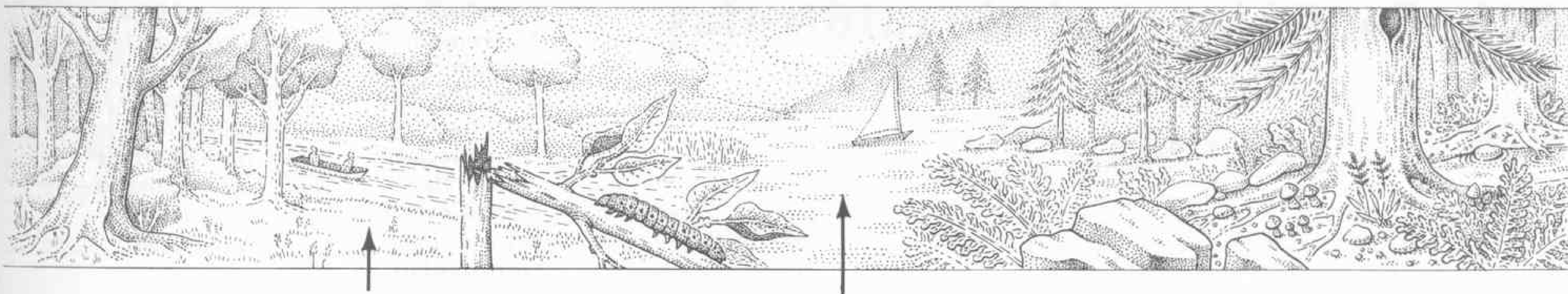


**A** *Micrococcus radiodurans*. MEB, × 18000. (Cortesía de J. Troughton.)

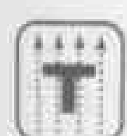
*c* y pigmentos carotenoides amarillos y rojizos. La temperatura óptima para el crecimiento de muchas especies de *Micrococcus* es de unos 30 °C.

*Micrococcus roseus* tiene gran parecido con *Micrococcus radiodurans*, reproducido en esta página. Algunos bacteriólogos consideran que *M. radiodurans* es simplemente una cepa de *M. roseus*, puesto que sus ADN poseen similares proporciones de guanina y citosina y tienen pigmentos parecidos y otras características bioquímicas en común. Sin embargo, la composición de la pared celular de *M. radiodurans* es totalmente diferente de la de todos los demás miembros del género. *M. radiodurans* tiene una gran resistencia a las radiaciones gamma y ultravioleta. Quizás esta resistencia pueda relacionarse con la peculiar composición de su pared celular.

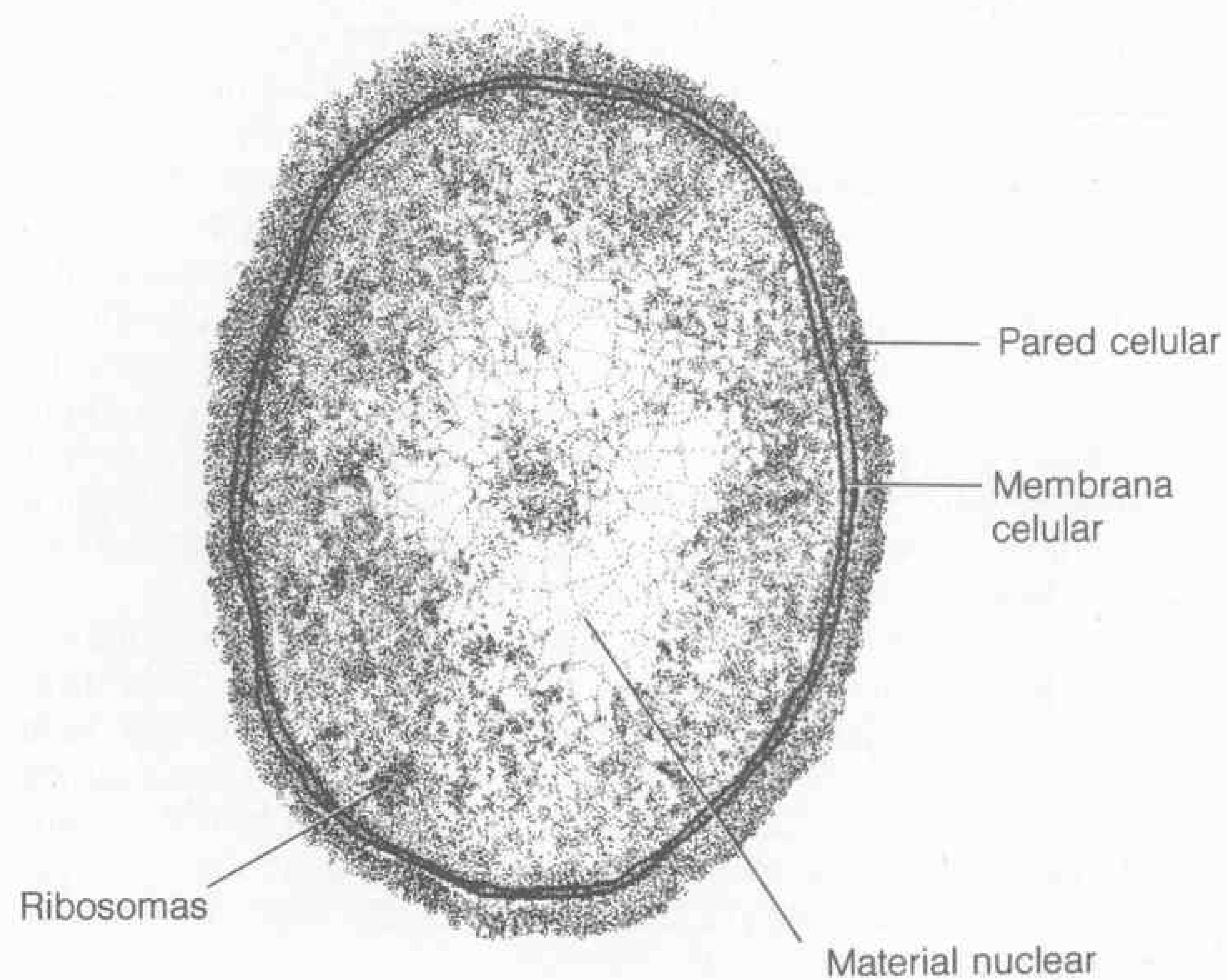
Las especies pertenecientes al género *Sarcina* forman paquetes cúbicos de células. Viven en condiciones muy ácidas y pueden fermentar azúcares.







**B** Sección transversal de un paquete de cuatro células de la bacteria resistente a las radiaciones, *Micrococcus radiodurans.* MET, barra de referencia = 1 µm. (Cortesía de A. D. Burrell y D. M. Parry.)




**C** Una de las células de una tétrada de *Micrococcus radiodurans.* (Dibujo de I. Atema.)

# M-13 Bacterias quimioautótrofas

*Ferrobacillus*
*Macromonas*
*Methylococcus*
*Methylomonas*
*Nitrobacter*
*Nitrococcus*
*Nitrocystis*
*Nitrosococcus*
*Nitrosogloea*
*Nitrosolobus*
*Nitrosomonas*
*Nitrosospira*
*Nitrospina*
*Sulfolobus*
*Thiobacillus*
*Thiobacterium*
*Thiomicrospira*
*Thiospira*
*Thiovelum*

---

La quimioautotrofia o quimiolitotrofia es un tipo de metabolismo que se desarrolla sin la luz del sol y sin compuestos orgánicos previamente formados (sin vitaminas, azúcares ni aminoácidos). Así pues, las bacterias quimioautótrofas representan la cima culminante de la evolución metabólica. Viven del aire, de sales, del agua y de una fuente inorgánica de energía. Mientras se hallen aprovisionadas de sales de nitrógeno, de oxígeno, de dióxido de carbono y de una fuente de energía apropiada, como los gases reducidos amoníaco ($NH_3$), metano ($CH_4$) o sulfuro de hidrógeno ($H_2S$), pueden sintetizar sus propios ácidos nucleicos y proteínas, y obtienen energía de la oxidación de los gases reducidos. Algunas de estas bacterias son capaces de utilizar compuestos orgánicos como alimento, pero todas pueden vivir sin estos compuestos. Las bacterias quimioautótrofas tienen un papel crucial en el reciclado del nitrógeno, del carbono y del azufre en todo el planeta puesto que convierten gases y sales, sin utilidad para los animales y las plantas, en compuestos orgánicos a su disposición. La conservación de la biosfera depende de este virtuosismo metabólico, y sin embargo la quimioautotrofia es un proceso estrictamente limitado a las bacterias.

Las bacterias quimioautótrofas pueden clasificarse por los compuestos que oxidan para obtener energía. Hemos reconocido como mínimo tres clases: las bacterias oxidadoras de compuestos nitrogenados, las bacterias oxidadoras de compuestos del azufre y las bacterias oxidadoras del metano. La primera clase incluye siete géneros pertenecientes a dos órdenes. Un orden, Nitrobacteriales, incluye organismos que oxidan el nitrito ($NO_2^-$) a nitrato ($NO_3^-$): *Nitrobacter, Nitrospina, Nitrocystis* y *Nitrosococcus,* los cuales se diferencian entre sí por su morfología.

Las bacterias pertenecientes al género *Nitrobacter* son bacilos cortos, de forma cónica o de pera, y tienen elaboradas membranas internas a lo largo del contorno de uno de los extremos de la célula. Los cultivos viejos de *N. winogradskyi,* un microbio de amplia distribución en el suelo, forman unos sedimentos floculentos integrados por las vainas gelatinosas producidas por las bacterias. Los compuestos orgánicos, o incluso sales de amonio, inhiben el crecimiento de esta especie.

Las especies de *Nitrospina* son bacilos largos y estrechos que carecen de membranas internas. Son bacterias marinas, aerobias estrictas y rígidas quimioautótrofas: en ningún caso pueden usar compuestos orgánicos previamente formados.

Los nitrococos son células esféricas que contienen unas características membranas interiores, las cuales forman un retículo tubular o ramificado en el citoplasma. Contienen citocromos, proteínas respiratorias amarillas, pero carecen de otros pigmentos.

El otro orden de oxidadores de compuestos del nitrógeno reúne a los quimiolitótrofos que oxidan $NH_3$ a $NO_2^-$ para la obtención de energía. Son: *Nitrosomonas, Nitrosospira, Nitrosococcus* y *Nitrosolobus.* Estas bacterias son quimioautótrofas y aerobias estrictas. Han de vivir en lugares donde haya oxígeno y amoníaco, como en los límites de la zona anaerobia en la interfase agua marina-sedimento, en el suelo, o a gran profundidad en las masas de agua epicontinentales.

Las especies del género *Nitrosomonas* son elípticas o bacilares y se encuentran en solitario, por pares o formando cortas cadenas. Tienen abundantes citocromos, que confieren una coloración amarillenta o rojiza a los cultivos del laboratorio. Las membranas internas se extienden por todo el contorno celular. Crecen a temperaturas entre los 5 y 30 °C.

*Nitrospira* es un género de microbios de agua dulce, de forma espiralada, que carecen de membranas internas.

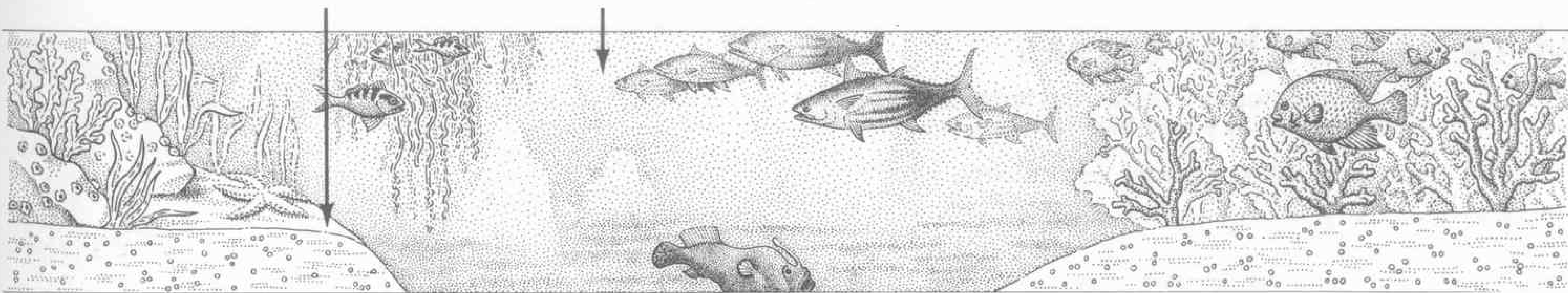
Las células del género *Nitrosococcus* son esféricas. Crecen en solitario o por pares y frecuentemente forman un mucílago extracelular. Sus agregados flotan en la superficie del agua o se mantienen en suspensión.

Los individuos del género *Nitrosolobus* tienen varias formas. Son células lobuladas con movimiento gracias a flagelos perítricos repartidos por toda la célula. Se dividen por constricción.

Actualmente se ha aceptado la existencia de, como mínimo, seis géneros de organismos que crecen oxidando compuestos inorgánicos del azufre. Sus células contienen gránulos de azufre y viven en medios con una elevada concentración de sulfuro de hidrógeno u otros compuestos oxidables del azufre. Sin embargo, debido a que no se han podido cultivar en medios puros, las conclusiones fisiológicas extraídas son sólo provisionales. El género contiene cuatro tipos morfológicamente distintos: células cilíndricas sin movimiento incluidas en una matriz gelatinosa *(Thiobacterium),* células cilíndricas con flagelos polares *(Macromonas),* células ovoides con flagelos perítricos *(Thiovelum)* y células espiraladas con flagelos polares *(Thiospira, Thiobacillus* y *Sulfolobus).*

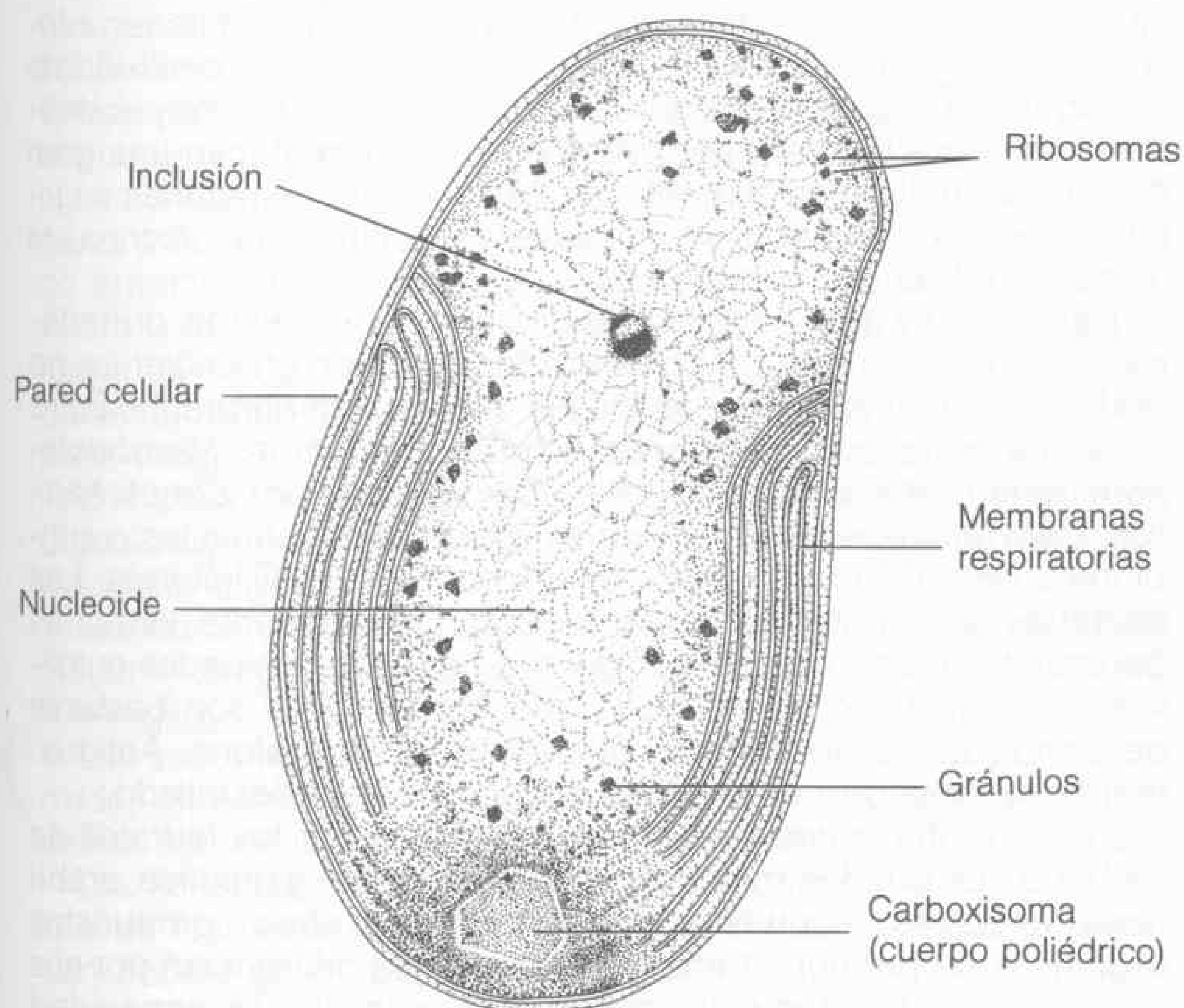
*Thiobacillus,* con sus ocho especies, es el género mejor conocido de los oxidadores del azufre y ha sido cultivado en el laboratorio. Muchas de estas células son gramnegativas, de forma bacilar, y móviles gracias a un único flagelo polar. Obtienen energía por oxidación del azufre y sus compuestos, como el sulfuro ($S^{2-}$), el tiosulfato ($S_2O_3^{2-}$), el politionato y el sulfito ($SO_3^{2-}$). El producto final de la oxidación es el sulfato ($SO_4^{2-}$), pero en determinadas condiciones pueden acumularse otros compuestos del azufre. Una especie, *T. ferrooxidans,* utiliza también compuestos ferrosos como donadores de electrones. Los organismos del género *Thiobacillum* crecen en medios estrictamente inorgánicos utilizando $CO_2$ para producir compuestos orgánicos.

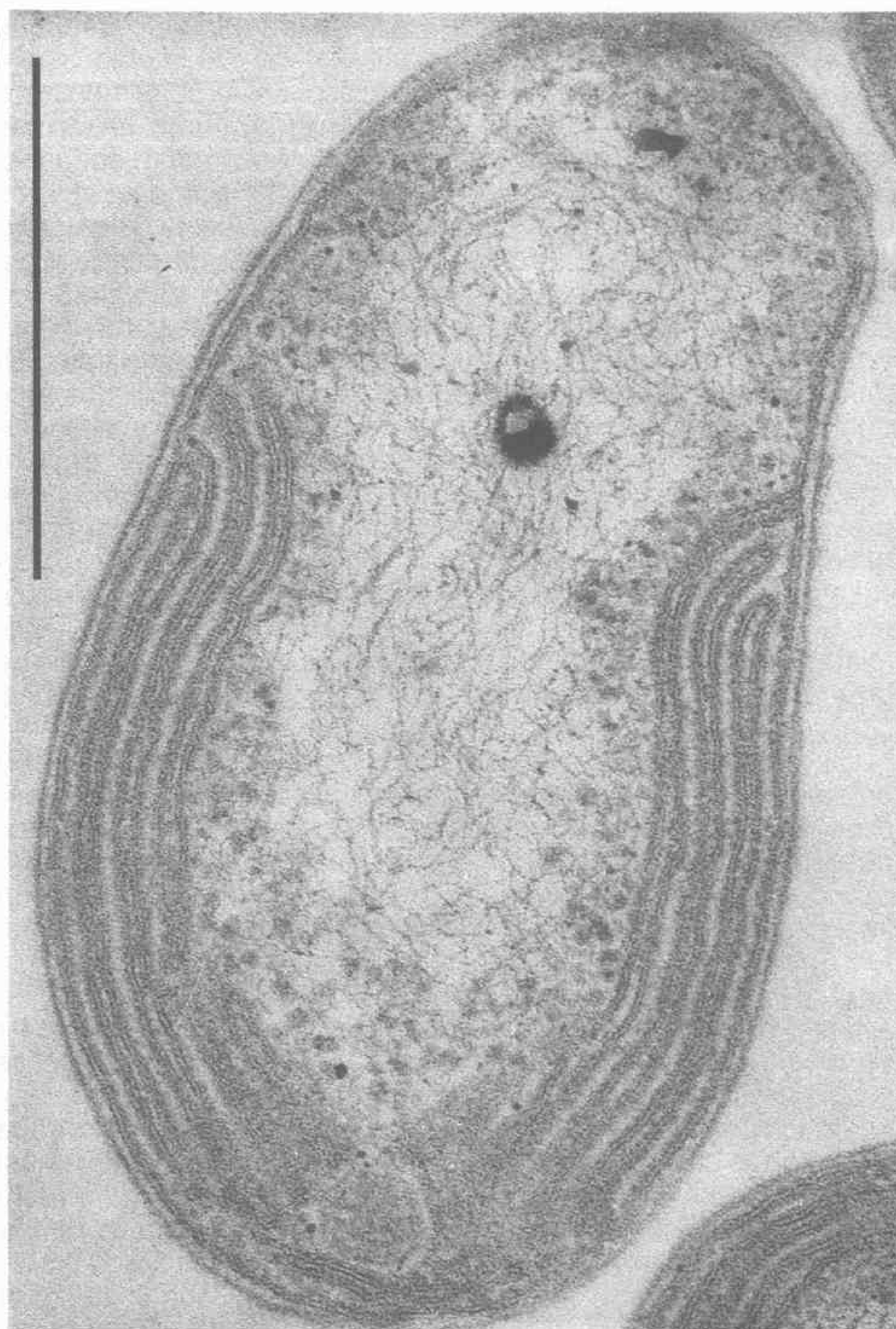
Las células del género *Sulfolobus* se aislaron por primera vez en 1972. Sus paredes celulares carecen de peptidoglicano. Son autótrofas facultativas. Pueden usar azufre elemental como fuente de energía y fijar $CO_2$, pero también pueden utilizar compuestos orgánicos como el glutamato, la ribosa, extractos de levadura y otros. Son bacterias de los manantiales de aguas calientes que



tienen su crecimiento óptimo a temperaturas entre los 70 y 75 ºC y son capaces de crecer en aguas de hasta 88 ºC. ¡Mueren de frío a temperaturas inferiores a los 55 ºC! Crecen a valores de pH comprendidos entre 0,9 y 5,8, prefiriendo valores entre 2 y 3. Así, una de las especies mejor estudiadas se denomina, muy apropiadamente, *Sulfolobus acidocaldarius*.

La tercera clase de este *phylum* está compuesta por bacterias pertenecientes al grupo del género *Methylomonas*, organismos quimioautótrofos que oxidan compuestos de un único carbono, como el $CH_4$ y el metanol ($CH_3OH$). Por su morfología se distinguen dos géneros: *Methylomonas* (bacilos gramnegativos) y *Methylococcus* (células esféricas que normalmente aparecen por pares). Las células de esta clase no pueden crecer con compuestos orgánicos complejos y, en cambio, utilizan $CH_4$ y $CH_3OH$ como su única fuente de energía y carbono. En realidad, la presencia de materia orgánica inhibe el crecimiento de muchas de ellas.






*Nitrobacter winogradskyi.* Este ejemplar es joven y, por tanto, carece de una vaina conspicua. Los carboxisomas son unos corpúsculos en los que se concentran los enzimas para la fijación de $CO_2$ atmosférico. El nombre de la especie proviene del ruso Sergius Winogradsky, un pionero en el campo de la ecología microbiana. MET, barra de referencia = 0,5 µm. [Fotografía por cortesía de S. W. Watson, *International Journal of Systematic Bacteriology* 21 (1971), 261; dibujo de I. Atema.]

# M-14 Omnibacterias

## (Enterobacterias y otras bacterias heterótrofas gramnegativas y aerobias facultativas)

Psitacosis (Chlamydia)

Del latín, *omnis*, todas; del griego, *enteron*, intestino.

Este es un grupo muy grande y extremadamente diverso, que se caracteriza por tener formas alternativas de metabolismo. En presencia de oxígeno, las bacterias respiran aeróbicamente. En su ausencia, no interrumpen su crecimiento, como hacen las bacterias aerobias obligadas, sino que continúan respirando, utilizando compuestos como el nitrato ($NO_3^-$) como aceptores terminales de electrones. La respiración en ausencia de oxígeno conduce a la reducción concomitante del nitrato a nitrito, o del nitrógeno ($N_2$) a óxido nitroso ($N_2O$). La vía de transporte de electrones (mediante citocromos) utilizada cuando respiran oxígeno es la misma que la que utilizan cuando respiran nitrato. En muchas especies pueden excretarse simultáneamente dos productos de la respiración, dependiendo de las condiciones ecológicas y fisiológicas imperantes. Todos los miembros del *phylum* son quimioheterótrofos, es decir, necesitan compuestos orgánicos reducidos tanto para obtener energía como para su crecimiento.

Las omnibacterias pueden dividirse en dos grandes grupos: por una parte, la clase de las enterobacterias, organismos unicelulares solitarios y, por otra parte, varias clases de organismos de gran complejidad morfológica (como bacterias pedunculadas, con gemación y formación de agregados).

Las enterobacterias han sido asociadas desde siempre con enfermedades humanas, de las plantas y de los animales, habiéndose aislado muchas especies del tejido intestinal. La subclase de las bacterias entéricas comprende doce géneros muy conocidos de bacterias en forma de bacilos, muchas de ellas con flagelos perítricos. Estos son: *Escherichia, Edwardsiella, Citrobacter, Salmonella, Shigella, Klebsiella, Enterobacter, Serratia, Proteus, Yersinia (Pasteurella)* y *Erwinia.*

Las bacterias unicelulares, gramnegativas y de forma bacilar tienen un buen y rápido crecimiento. Aunque ninguna de ellas produce esporas, parecen tener una destacable persistencia, y en condiciones adversas esperan a que la situación mejore para aprovechar con gran presteza nuevas fuentes alimenticias así que se presentan. Cualquier muestra de agua de cualquier parte del mundo puede proporcionar enterobacterias después de ser incubada en las condiciones de crecimiento adecuadas. En realidad, no es exagerado decir que gran parte de la vida en la Tierra se halla en forma de bacilos unicelulares gramnegativos y anaerobios facultativos. Estas bacterias constituyen el suministro alimenticio de innumerables protistas y son cruciales en las redes tróficas microbianas. Se conoce más sobre *Escherichia coli* que sobre ningún otro organismo del planeta. Esta bacteria es el principal objeto de estudio de los biólogos moleculares.

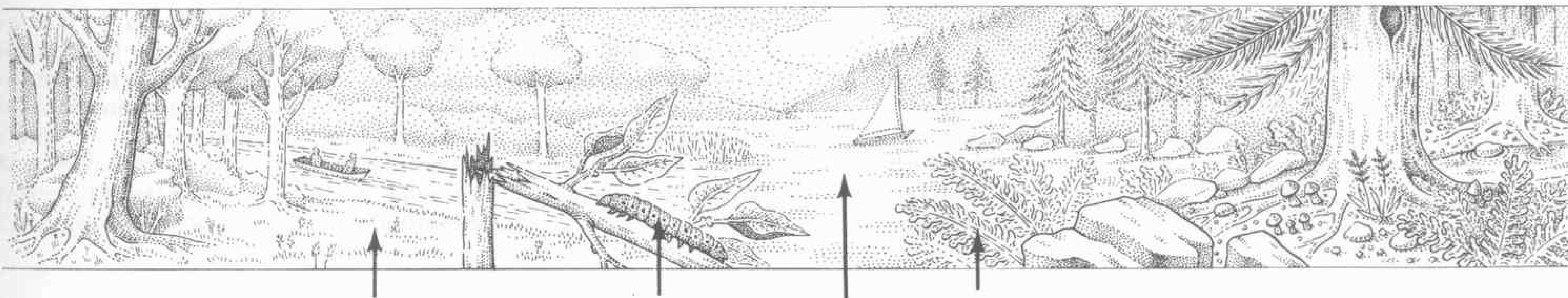
Una segunda clase de enterobacterias comprende básicamente organismos de forma curvilínea, muchos de ellos con un único flagelo polar. Este tipo de bacterias recibe el nombre de vibrios. La subclase contiene seis géneros: *Vibrio, Beneckea, Aeromonas, Pleisiomonas, Photobacterium* y *Xenorhabditis.*

Los miembros del género *Vibrio* son tristemente famosos por ser los causantes del cólera. Fermentan los hidratos de carbono para dar compuestos orgánicos intermedios, incluyendo ácidos, pero no producen $CO_2$ ni hidrógeno. Los miembros del género *Beneckea* son organismos de tipo víbrico que necesitan sal. Son capaces de vivir fermentativamente o por respiración aerobia sobre una amplia gama de fuentes de carbono. Algunas especies son bioluminiscentes. Sólo se conocen otros dos géneros procarióticos bioluminiscentes: *Photobacterium* y *Xenorhabditis.* Las especies del género *Photobacterium* son conocidas por sus asociaciones con peces, los cuales agrupan a dichas bacterias en unas cavidades llamadas órganos luminiscentes. Las necesidades para el crecimiento de *Photobacterium* son generalmente más restringidas que las del género *Beneckea,* de vida libre en el mar. *Xenorhabditis* ha sido descubierto recientemente y se conoce sólo en nematodos y en insectos ingestores de nematodos.

Las bacterias pertenecientes al género *Aeromonas* son muy comunes en estanques, lagos y suelos. Son cocos o bacilos de extremos redondeados. Muchos de ellos tienen movimiento gracias a flagelos polares. Cuando crecen anaeróbicamente reducen el nitrato a nitrito. Muchas de estas bacterias contienen citocromo *c* y el enzima catalasa, que descompone el peróxido de hidrógeno en agua y oxígeno. Es un grupo de gustos muy eclécticos. Las bacterias pertenecientes a este grupo atacan una gran diversidad de fuentes alimenticias, especialmente materias vegetales como el almidón, la caseína, la gelatina, la dextrina, la glucosa, la fructosa y la maltosa.

También hay gran cantidad de bacterias unicelulares, gramnegativas que, habiendo sido clasificadas como enterobacterias, no pertenecen a ninguna de las clases citadas anteriormente. Entre ellas, los géneros *Zymomonas, Chromobacterium, Flavobacterium, Haemophilus, Actinobacillus, Cardiobacterium, Streptobacillus, Calymmatobacterium,* y varias especies de parásitos o simbiontes del ciliado *Paramecium* (Phylum Pr-18, Cilióforos). Las bacterias simbiontes de *Paramecium,* anteriormente llamadas partículas kappa, lambda, sigma y mu, tienen necesidades nutritivas complejas. Como resultado, muchas de ellas son bastante desconocidas al no poderse cultivar en el laboratorio. Antiguamente se creía que eran genes citoplasmáticos del ciliado.

Las enterobacterias se distinguen entre sí por los hidratos de carbono que pueden metabolizar (lactosa, ácido glutámico, arabinosa, azúcares, alcoholes, citrato, tartrato y otros compuestos orgánicos de pequeño tamaño). También se diferencian por sus capacidades bioquímicas, como, por ejemplo, la capacidad de hidrolizar la urea, de producir gas a partir de la glucosa o de descomponer la gelatina. También pueden distinguirse por su sensibilidad a bacteriófagos específicos, por sus antígenos superficiales, por su afinidad con determinados huéspedes, por su capacidad patogénica y por sus rasgos morfológicos, como su tipo de motilidad.



Muchas enterobacterias producen pigmentos coloreados, como la violaceína (el pigmento violeta soluble en alcohol de *Chromatium*), la prodigiosina (el pigmento rojo de *Serratia* y *Beneckea*), los pigmentos amarillorrojizos, anaranjados y marrones, algunos de ellos de tipo carotenoide, de *Flavobacterium* y *Aeromonas*. No se conoce aún la función de estos pigmentos.

El segundo gran grupo de omnibacterias es extremadamente heterogéneo y probablemente debería dividirse en varias clases.

Este grupo comprende las bacterias pedunculadas, dotadas de unos apéndices llamados prostecas o pedúnculos, formados por material vivo que sale al exterior de la célula. *Caulobacter* y *Asticcacaulis* tienen pedúnculos únicos, polares o subpolares. Vistos superficialmente, sus ciclos vitales se parecen a los de los animales invertebrados: una forma pedunculada sésil se divide para producir una forma móvil, que a su vez dará como descendientes formas sésiles.

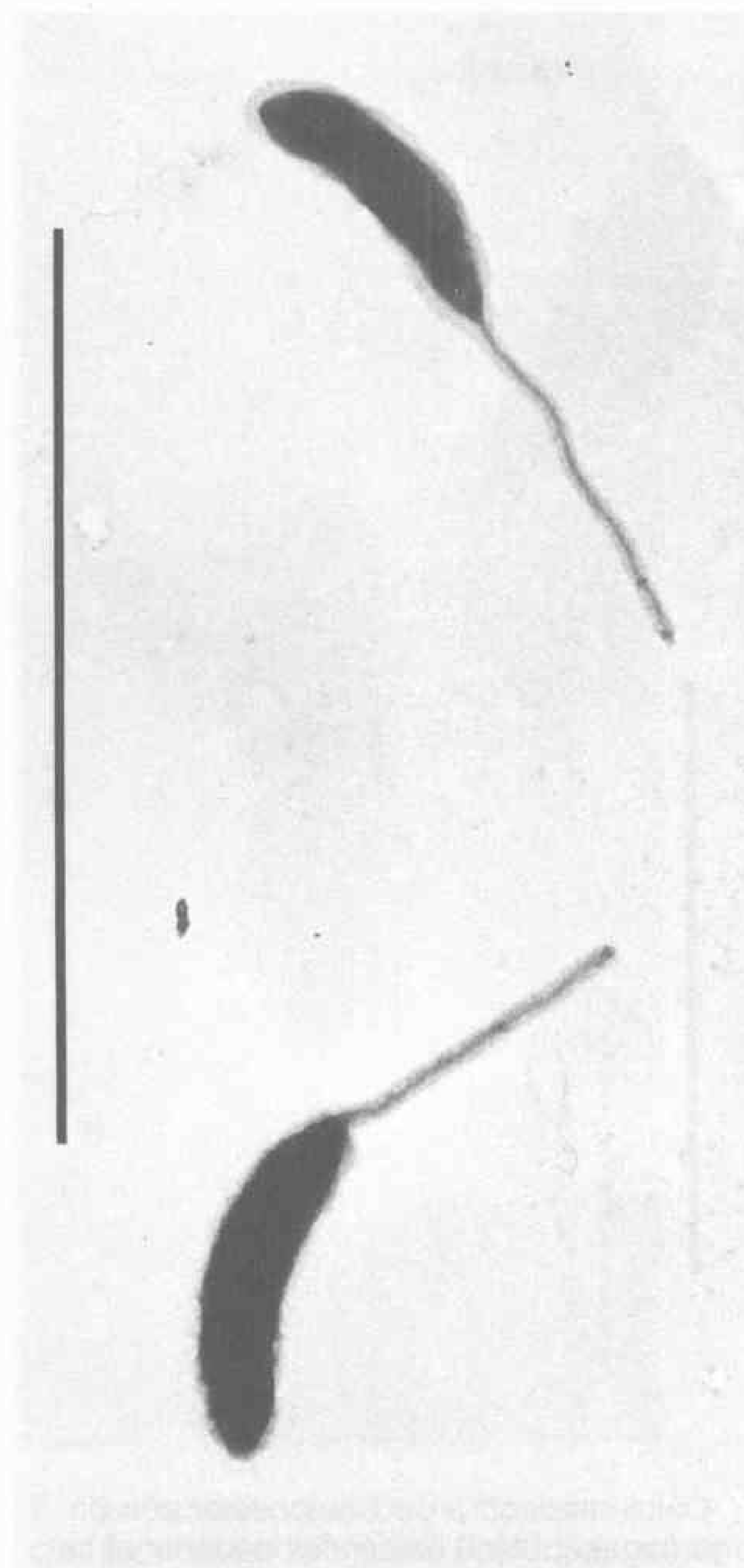
Las bacterias con gemación, o hifomicrobios, se reproducen por desarrollo de gemas, las cuales alcanzan finalmente el tamaño paterno. Las colonias de hifomicrobios pueden formar redes relativamente complicadas que se asemejan a los micelios de los hongos. Este tipo de gemación ha sido descrito también en las bacterias rojas fotosintéticas (Phylum M-6, Bacterias anaerobias fotosintéticas), lo que indica que la gemación evolucionó, probablemente, en más de una línea evolutiva entre las bacterias.

Las bacterias que forman agregados, grupo que incluye al género *Sphaerotilus*, pueden ser reconocidas por el característico amontonamiento de sus células. Estos microbios oxidan el hierro o el manganeso, que luego depositan a su alrededor en forma de óxidos de hierro o de manganeso. Parece ser que las bacterias obtienen energía en estos procesos, pero aún no se tiene ninguna prueba de que sean quimiolitótrofos obligados. Todos ellos crecen más deprisa si se les suministra alimento orgánico, y en consecuencia, prefieren compuestos de carbono y nitrógeno orgánicos.

Las bacterias parásitas, sin flagelos, del género *Neisseria* son tristemente conocidas por ser las causantes de la gonorrea y la meningitis.

Las bacterias del ácido acético *Gluconobacter* y *Acetobacter* oxidan el etano a ácido acético (pasan el vino a vinagre). Sus vainas son cuadrangulares en sección transversal.

Las rickettsias y clamidias son parásitos intracelulares obligados de los vertebrados y artrópodos. Tienen paredes celulares con tinción gramnegativa residual y un metabolismo limitado, probablemente a consecuencia de su parasitismo. Las clamidias y rickettsias son responsables de toda clase de enfermedades: la psitacosis de los loros y las palomas es provocada por *Chlamydia psittaci*, y varias especies de *Rickettsia* pueden causar la fiebre de las Montañas Rocosas.

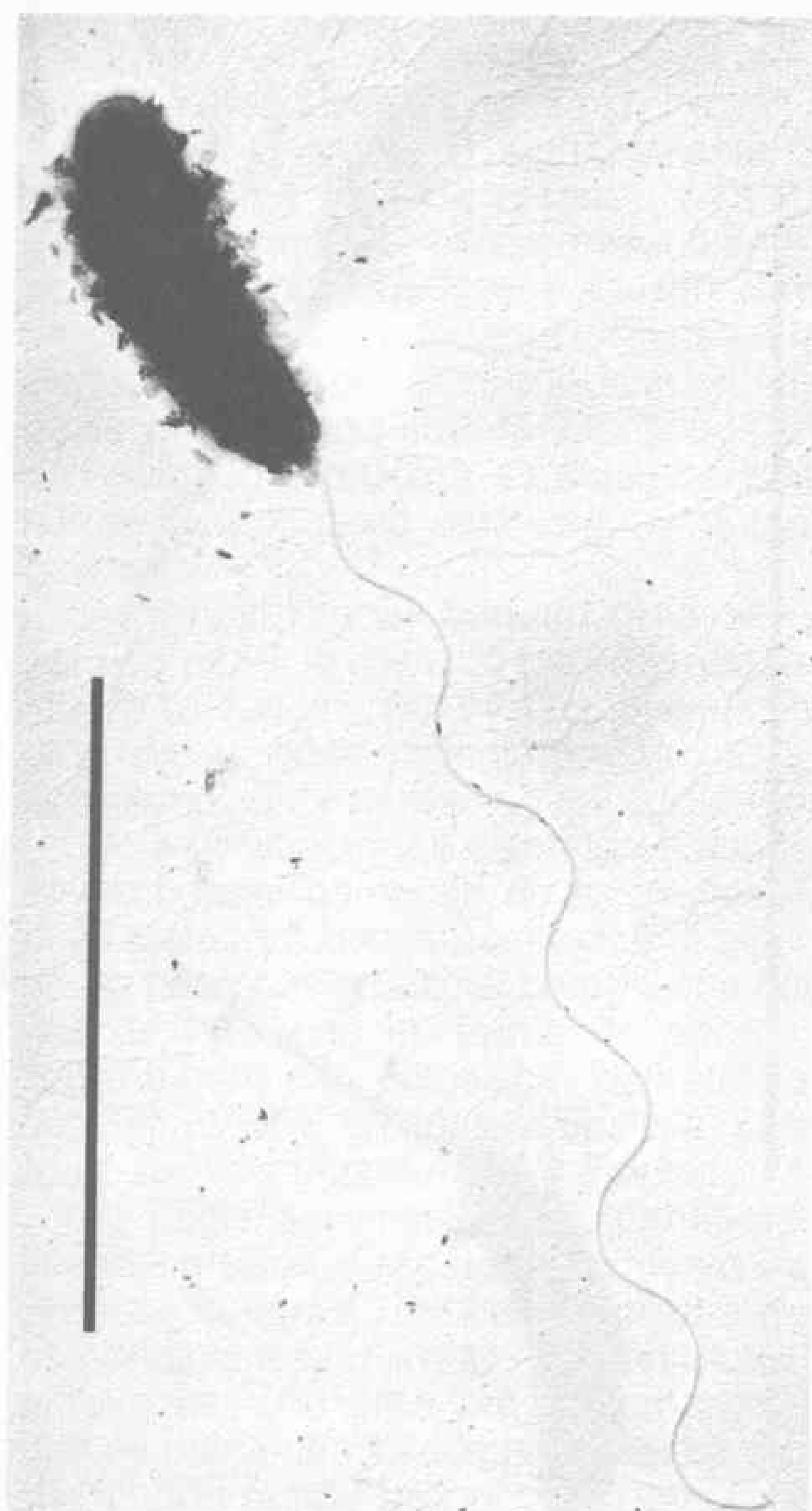


**A** Sección transversal de dos células pedunculadas de *Caulobacter crescentua*, quien en condiciones naturales se hallaría adherido sobre rocas u otras superficies. Estas células se dividen para formar células nadadoras. MET, microscopia de fondo oscuro, barra de referencia = 10 µm. (Cortesía de J. Staley.)

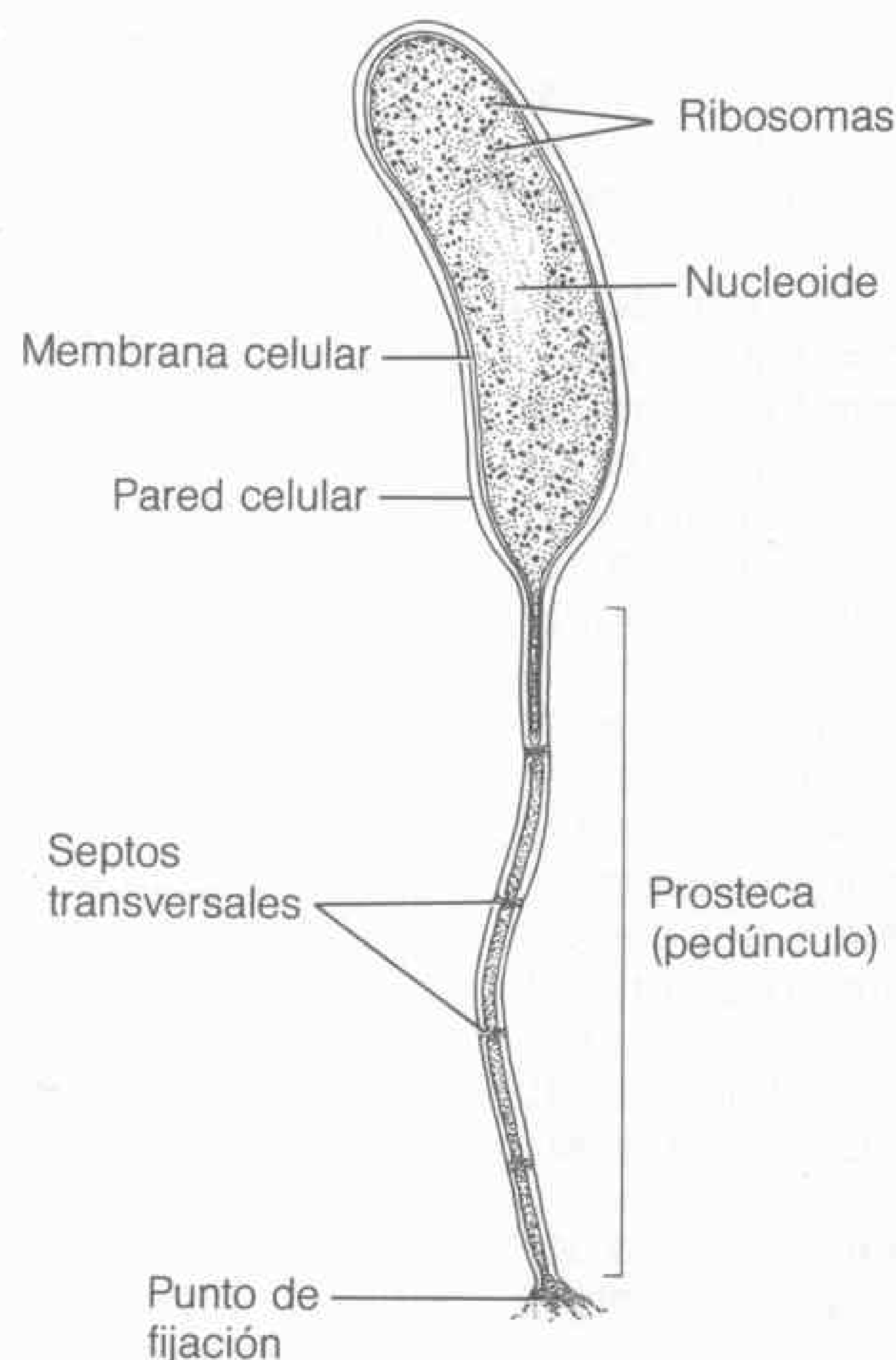
# M-14 Omnibacterias

*Acetobacter*
*Actinobacillus*
*Aerobacter*
*Aeromonas*
*Alcaligenes*
(*Achromobacter*)
*Alginobacter*
*Asticcacaulis*
*Beneckea*
*Calymmatobacterium*
*Cardiobacterium*
*Caulobacter*
*Chlamydia*
*Chromobacterium*
*Citrobacter*
*Coxiella*
*Edwardsiella*
*Enterobacter*
*Erwinia*
*Escherichia*
*Flavobacterium*
*Gluconobacter*
*Klebsiella*
*Haemophilus*
*Neisseria*
*Neorickettsia*
*Photobacterium*
*Pleisiomonas*
*Proteus*
*Rickettsia*
*Rickettsiella*
*Salmonella*



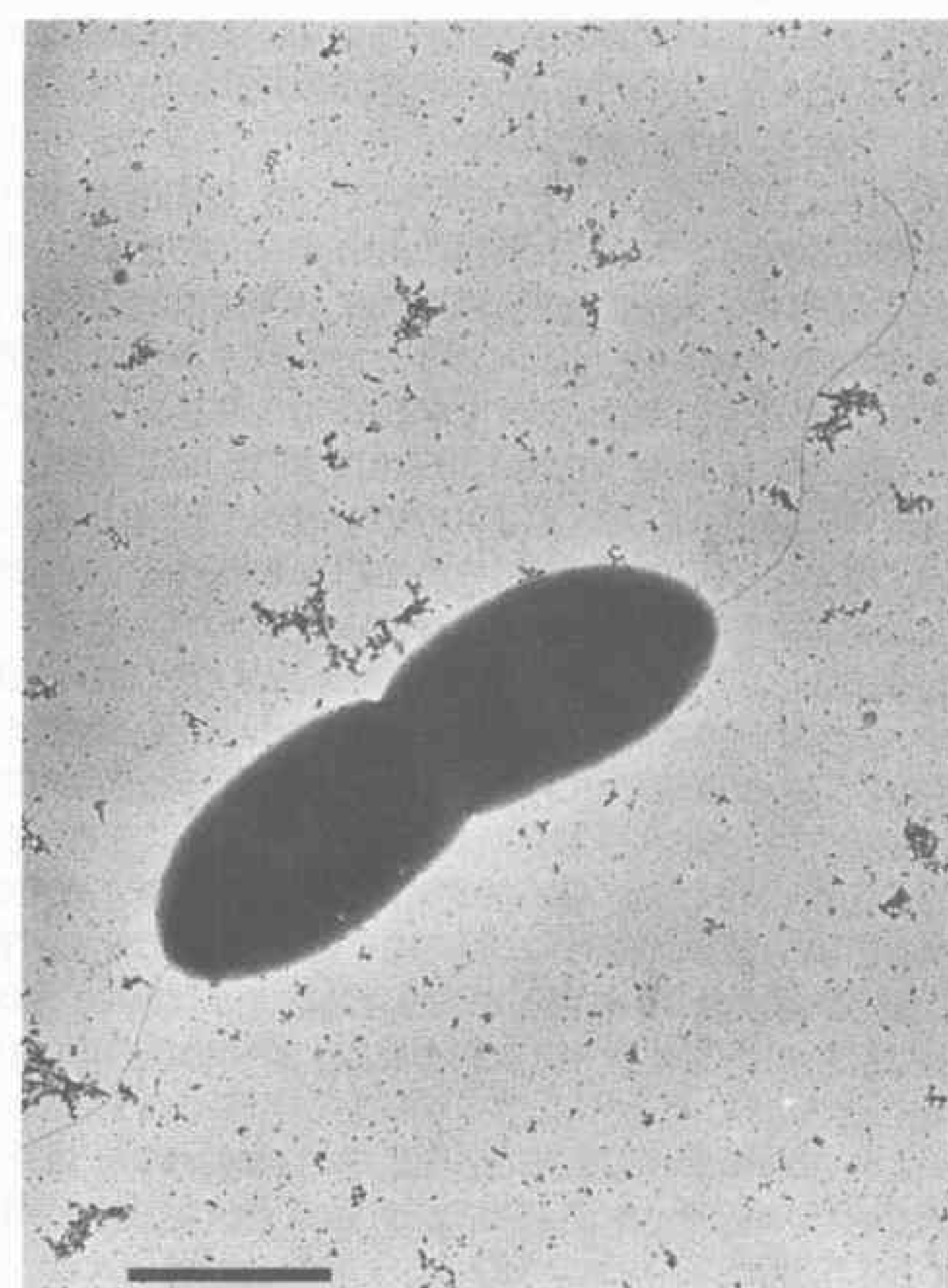


**B** Célula nadadora de *Caulobacter* con un largo flagelo polar. Las células nadadoras se fijan a un sustrato y se transforman en células pedunculadas. MET, microscopia de fondo oscuro, barra de referencia = 5 µm. (Cortesía de J. Des Rosier.)



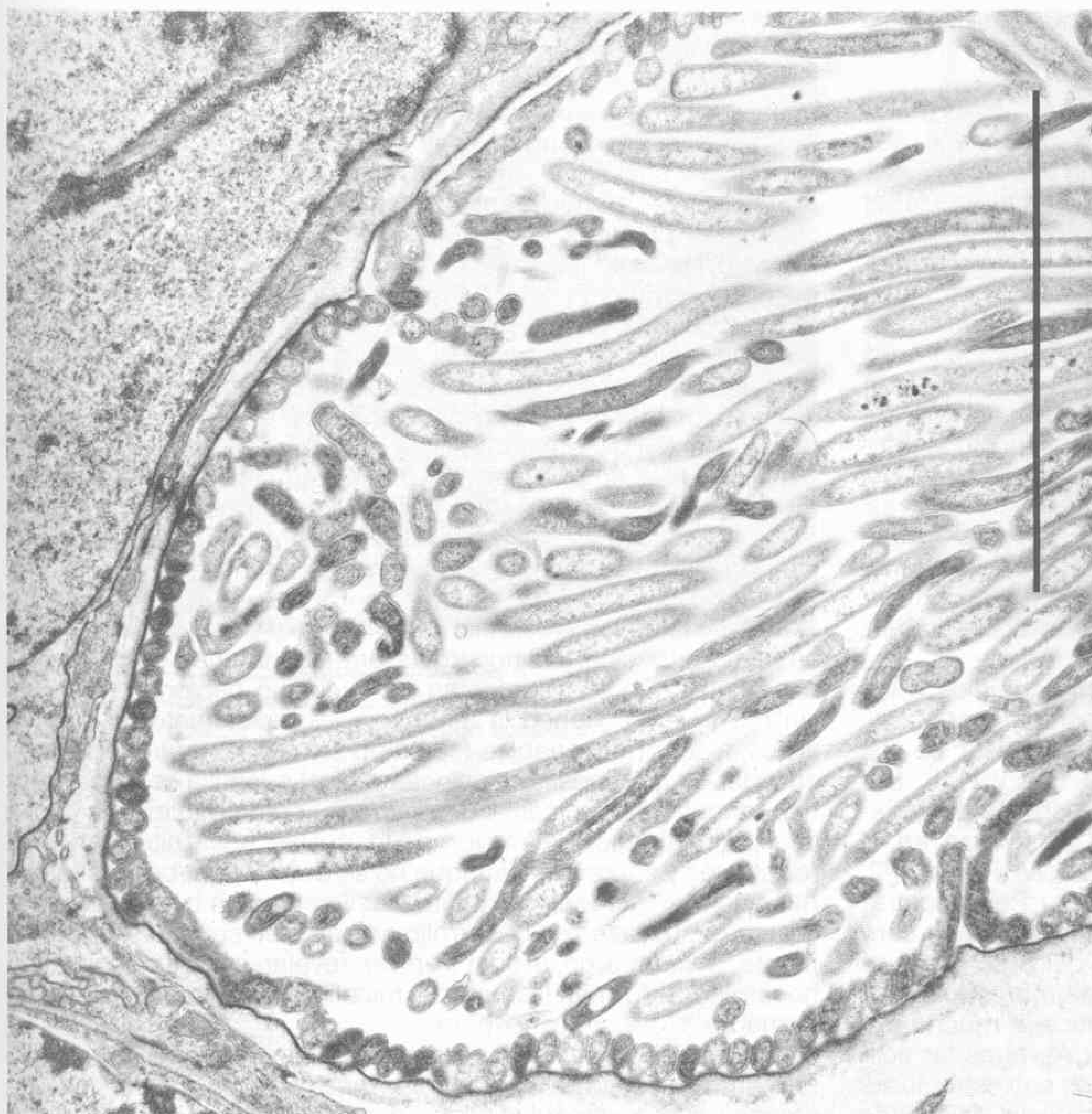

**C** Célula pedunculada de *Caulobacter*. (Dibujo de I. Atema.)

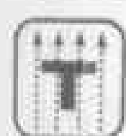




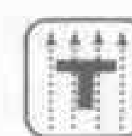
**D** *Aeromonas punctata* (cepa nueva) simbionte en las células gastrodérmicas de la hidra *Hydra viridis* (Phylum A-3, Cnidaria). La célula se está dividiendo; se puede ver un flagelo en cada extremo. MET, microscopia de fondo oscuro, barra de referencia = 1 µm. (Cortesía de J. F. Stolz.)

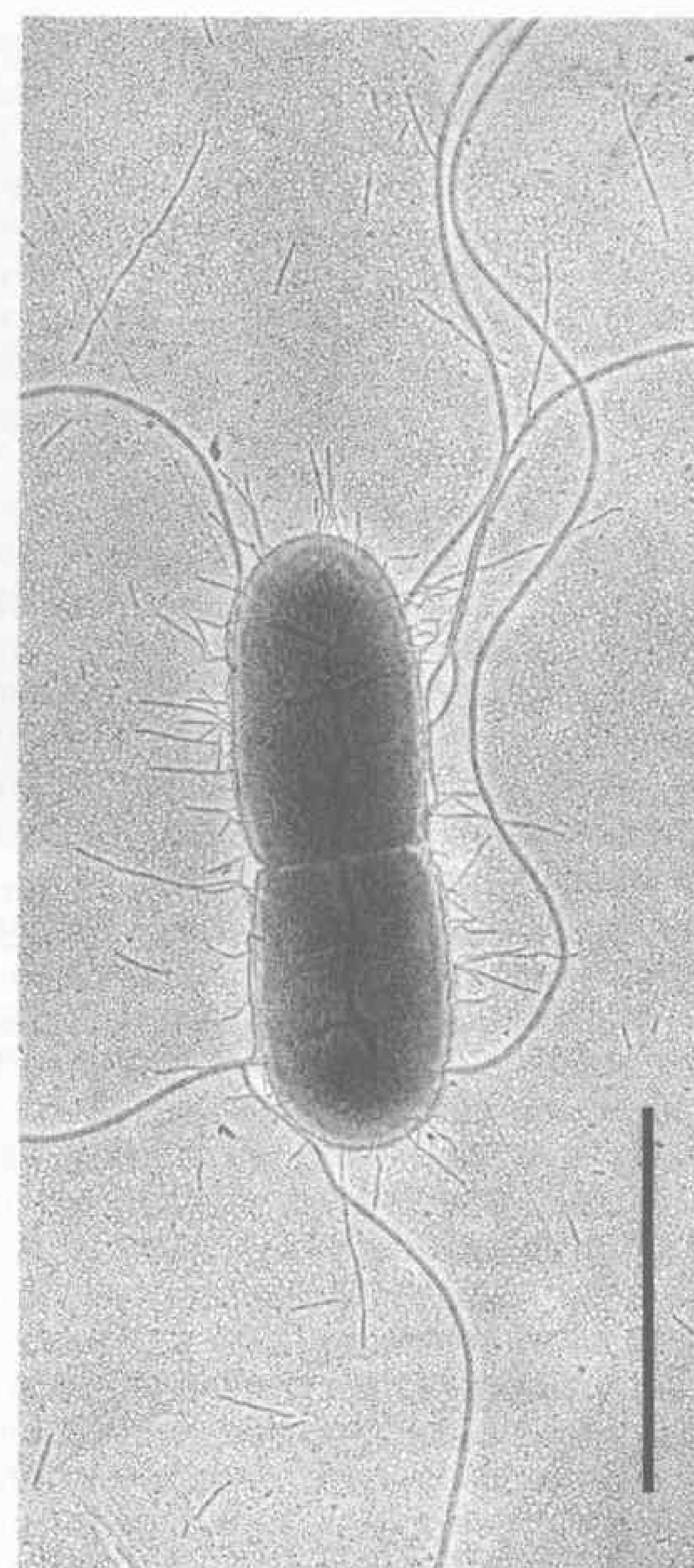
*Serratia*
*Shigella*
*Sphaerotilus*
*Streptobacillus*
*Vibrio*
*Xenorhabditis*
*Yersinia (Pasteurella)*
*Zymomonas*





**E** Una comunidad bacteriana intacta de una cavidad del intestino de la termita del desierto de Sonora *Pterotermes occidentalis* (Phylum A-27). En estas comunidades de los intestinos se han contado más de un billón de bacterias por mililitro. Muchas de ellas son de especies desconocidas. En nuestros estudios, 28 o 30 cepas aisladas eran aerobias facultativas, la mayoría eran móviles y gramnegativas, y así, por definición, omnibacterias. Obsérvese que algunas de las bacterias recubren la pared del intestino, mientras que otras flotan libremente en el lumen. MET, barra de referencia = = 5 µm. (Cortesía de D. Chase.)





**F** *Escherichia coli* es una bacteria con flagelos perítricos (los flagelos emergen de todos sus lados). Se ha formado una nueva pared celular y el organismo está a punto de dividirse. Se sabe que los apéndices más pequeños, llamados pili, contactan con otras células en la conjugación bacteriana. No obstante, hay muchas cepas que no se conjugan y que tiene pili. MET (sombreado con platino), barra de referencia = 1 µm. (Cortesía de D. Chase.)

# M-15 Actinobacterias

**(Actinomicetes)**

Del griego, *aktis,* radio.

*Actinomyces*
*Arthrobacter*
*Cellulomonas*
*Corynebacterium*
*Dermatophilus*
*Micromonospora*
*Mycobacterium*
*Mycococcus*
*Nocardia*
*Propionibacterium*
*Streptomyces*
*Thermoactinomyces*

---

Este *phylum* incluye las llamadas bacterias corineformes y las actinobacterias, grupos que en esta obra son considerados como clases.

Las bacterias corineformes son organismos unicelulares grampositivos, en forma de bacilos rectos o ligeramente curvos, con tendencia a formar unas protuberancias en forma de maza. Géneros de este grupo bacteriano son *Arthrobacter,* que puede tener unas veinte espinas por célula, la bacteria digestora de la celulosa, *Cellulomonas,* y *Propionibacterium,* con especies que producen los ácidos propiónico y acético como resultado de su metabolismo del azúcar. Las células hijas de las baterias corineformes o de las actinobacterias se mantienen típicamente unidas a las células paternas en una configuración de Y o V.

La segunda clase, las actinobacterias *sensu stricto,* incluye microorganismos que originalmente fueron confundidos con hongos y llamados actinomicetes. Se caracterizan por su morfología parecida a la de los hongos y por la producción de actinosporas. Este amplio y diverso grupo comprende organismos que forman cortos filamentos multicelulares (como *Mycobacterium,* el agente causante de la tuberculosis), y muchos otros que producen filamentos más largos y complicados y que liberan actinosporas, estructuras germinativas resistentes.

A menudo se han llamado inadecuadamente conidios a las actinosporas. Los verdaderos conidios son esporas eucariotas, y son los órganos de propagación (esporas haploides) de los hongos ascomicetes y basidiomicetes (Phyla H-2 y H-3). Las actinosporas son también diferentes de las endosporas bacterianas, de las que se distinguen porque éstas se forman en el interior de la célula madre y luego se liberan (v. Phyla M-2, Bacterias fermentadoras, y M-11, Aeroendosporas). Por el contrario, en el desarrollo de las actinosporas la célula entera se convierte en una forma resistente, de gruesa pared celular. Probablemente, las actinobacterias desarrollaron la costumbre «fúngica» de formar hifas constituyentes de una masa micelar mucho antes de que evolucionaran los verdaderos hongos. Así pues, las actinosporas, las endosporas y los conidios fúngicos son estructuras convergentes, que representan una misma respuesta a similares presiones ambientales.

Las seis familias comprendidas en la clase de las actinobacterias *sensu stricto* forman micelios verdaderos, pero sólo dos de ellas contienen a las actinosporas en estructuras externas. En éstas dos, las Frankiáceas y las Actinoplanáceas, las actinosporas se hallan dentro de unas estructuras llamadas esporangios, por analogía con los hongos. Las Frankiáceas son bacterias simbiontes en nódulos de plantas y, al igual que *Rhizobium* (Phylum M-9), fijan nitrógeno atmosférico.

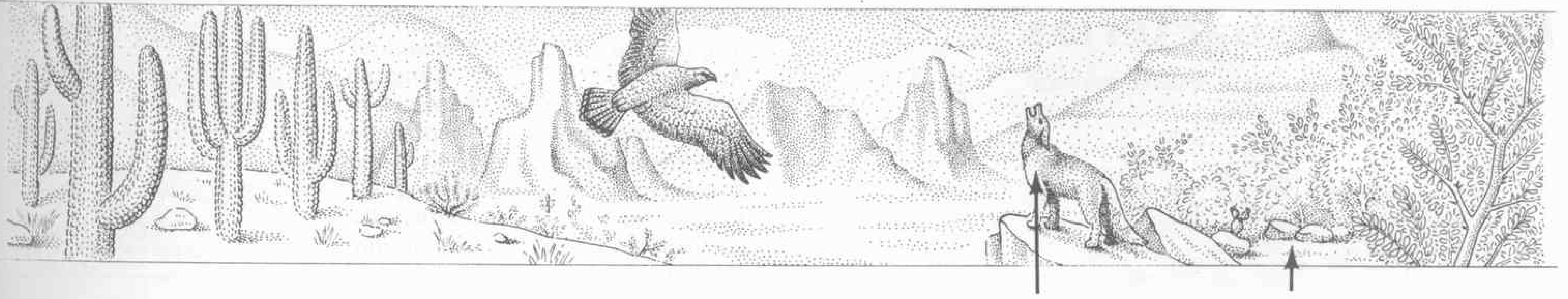
En las Dermatofiláceas, representadas por el género *Dermatophilus,* los filamentos del micelio se dividen transversalmente y como mínimo en dos planos longitudinales, para luego formar bacterias cocoides, con movimiento. Éstas se separan y posteriormente forman nuevos filamentos micelares. Algunas especies producen lesiones patogénicas en la piel humana; otras, se han aislado del suelo. Las bacterias móviles han sido denominadas zoosporas, un término aplicado también a las células móviles eucariotas capaces de reproducción asexual continuada (por ejemplo, los quitridiomicetes, Phylum Pr-26, y los plasmodioforomicetes, Phylum Pr-24). El término debería restringirse a los organismos eucariotas. Sin embargo, la alternancia de un estadio multicelular micelar con un estadio de zoosporas, ambos estrictamente asexuales, ha evolucionado independientemente en los procariotas y en varios grupos claramente diferentes de microorganismos eucariotas. La tendencia a formar estructuras resistentes en el interior de una forma capitada y luego liberarlas para ser diseminadas por el viento o por otros organismos, también ha evolucionado distintamente en las actinobacterias, en otros procariotas y en varios grupos de protistas y de hongos.

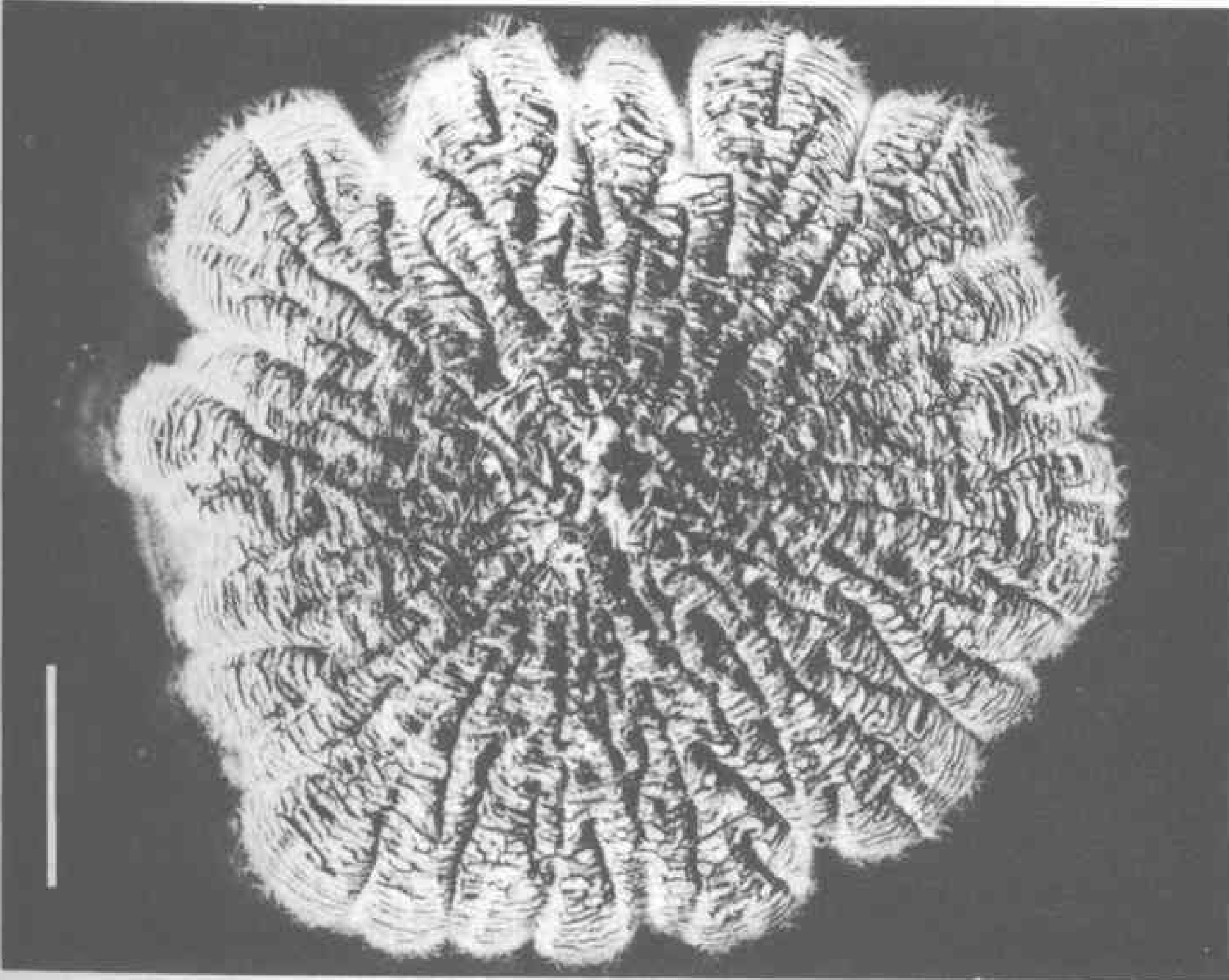
La familia de las Nocardiáceas incluye el género *Nocardia,* de amplia distribución. Las nocardias forman unos filamentos micelares típicos, que se fragmentan produciendo bacterias solitarias, sin movimiento. Tienen la tendencia, especialmente en cultivos viejos, a ser gramvariables (con algunas células gramnegativas), en lugar de grampositivas estrictamente. La familia contiene algunas formas patogénicas, y una especie, como mínimo, es capaz de fijar nitrógeno. La mayor parte de las nocardias son muy resistentes y sobreviven, aunque no se desarrollan, bajo condiciones nocivas. Pueden confundirse fácilmente con bacterias unicelulares, si sus fases de desarrollo no han sido seguidas detenidamente. Sin embargo, al final siempre revelan su naturaleza como nocardias al formar filamentos, micelios, grupos de células en forma de Y o V, y actinosporas.

Los miembros de la familia representada por *Streptomyces* forman micelios que tienden a ser muy estables. De los micelios crecen unas destacables y bien desarrolladas estructuras portadoras de esporas. Algunas especies se pueden confundir con facilidad, al menos superficialmente, con los hongos más sencillos. Los *Streptomyces* forman cadenas largas de actinosporas. Este grupo es precisamente muy conocido por su capacidad para sintetizar la estreptomicina y otros antibióticos.

Las bacterias de la familia de las Micromonosporáceas, representadas por *Micromonospora,* forman esporas solitarias, por parejas o en cadenas de poca longitud, en micelios subsuperficiales o aéreos. Los micelios son ramificados y septados y las esporas frecuentemente son de color pardo oscuro.

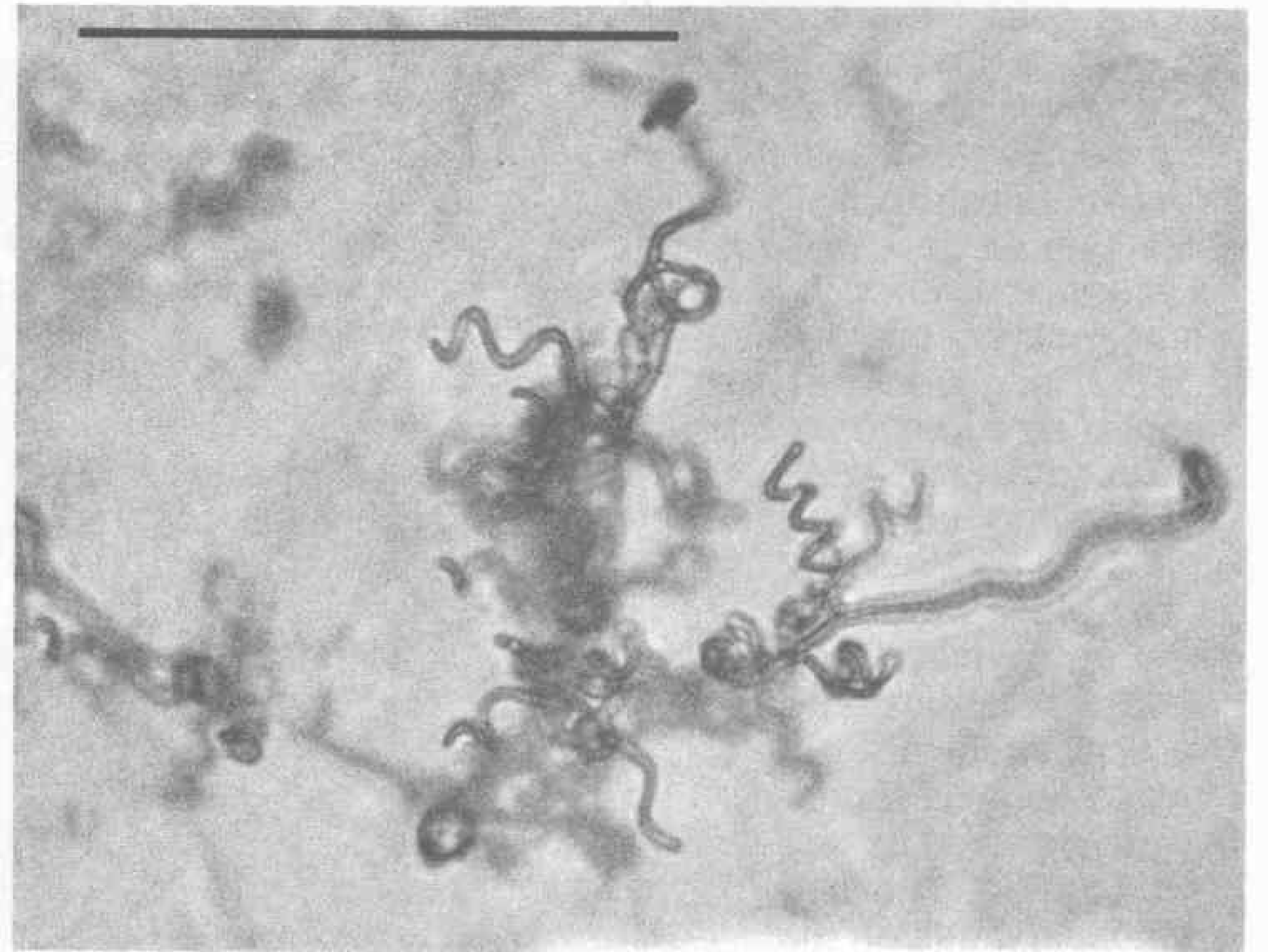
Estructuras Convergentes.





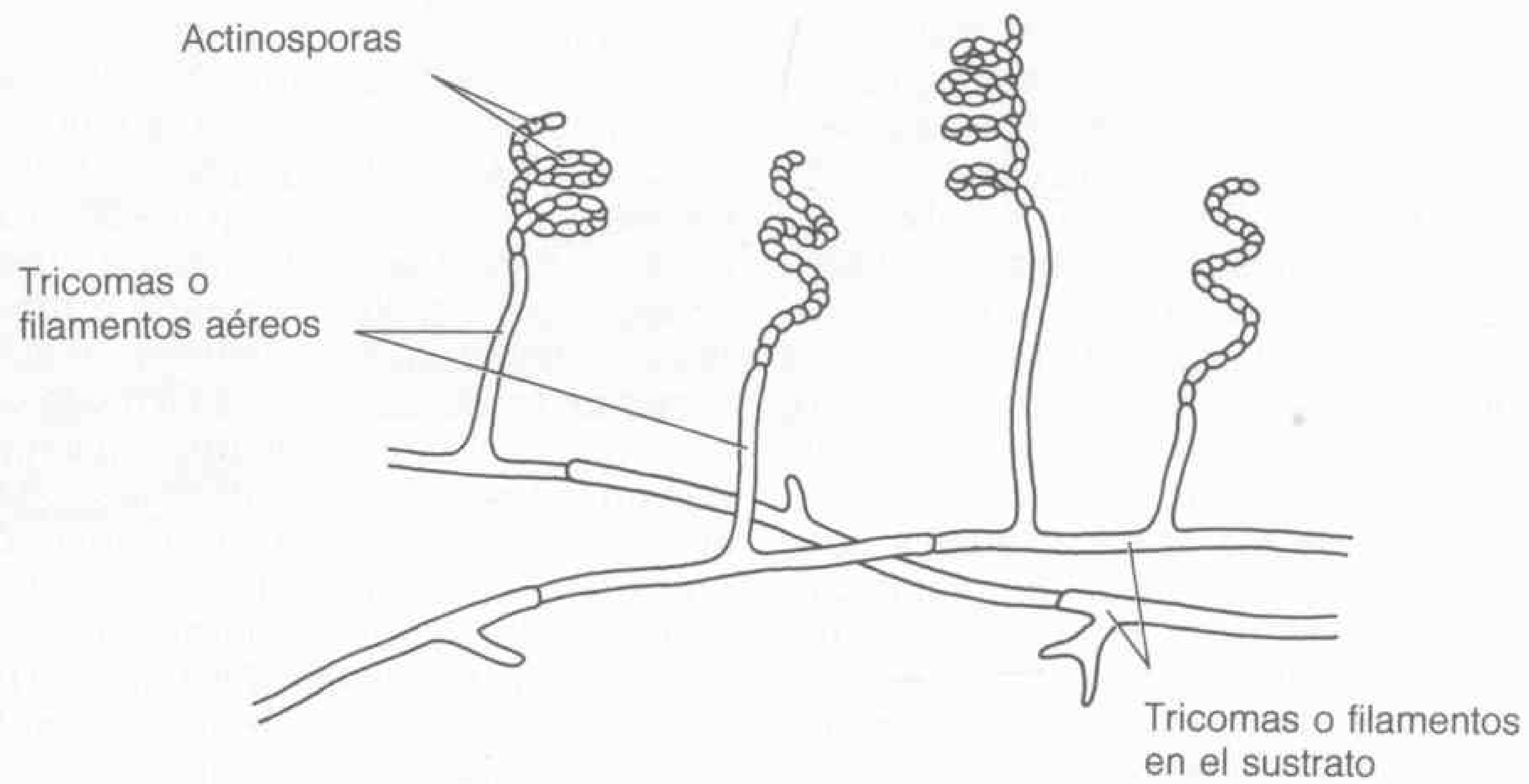


**A** Colonia de *Streptomyces rimosus* después de unos días de crecimiento en placas de petri conteniendo agar. Barra de referencia=10 mm. (Cortesía de L. H. Huang.)





**B** Tricomas (filamentos) aéreos portadores de actinosporas de *Streptomyces*. MO, barra de referencia = 50 µm. (Cortesía de L. H. Huang.)




**C** Parte de un micelio de *Streptomyces*. (Dibujo de R. Golder.)

# M-16 Mixobacterias

Del griego, *myxa*, mucus, mucílago.

*Alysiella*
*Angiococcus*
*Archangium*
*Beggiatoa*
*Chondrococcus*
*Chondromyces*
*Cytophaga*
*Flexibacter*
*Flexithrix*
*Herpetosiphon*
*Myxococcus*
*Podangium*
*Polyangium*
*Saprospira*
*Simonsiella*
*Sporocytophaga*
*Stelangium*
*Stigmatella*
*Synangium*

Las mixobacterias representan la cumbre de complejidad morfológica entre los procariotas. Muchos bacteriólogos reconocen dos grupos (tradicionalmente llamados órdenes, pero considerados como clases en nuestro esquema) de estas bacterias de movimientos deslizantes y ondulantes: las Mixobacteriales, que forman cuerpos fructíferos enhiestos y multicelulares, y las Citofagales, que se deslizan pero carecen de cuerpos fructíferos.

Las mixobacterias individuales son unos bacilos unicelulares gramnegativos, con diámetros normalmente inferiores a 1,5 µm, pero con longitudes de hasta 5 µm. Estas bacterias individuales a menudo se agregan para formar colonias complejas que muestran un comportamiento y una forma característicos. Las células generalmente se hallan envueltas por un mucílago compuesto por polisacáridos de su propia formación. Las células individuales se dividen según la típica fisión binaria bacteriana. A pesar de que su movimiento es, inequívocamente, por deslizamiento sobre superficies, las partes de la bacteria que entran en contacto con el sustrato no muestran órganos de motilidad, como por ejemplo flagelos. Aunque el proceso por el que estas células pueden moverse no se ha dilucidado todavía, se han relacionado con su motilidad unas minúsculas y numerosas fibrillas intracelulares observadas en fotografías con el microscopio electrónico.

Cuando los nutrientes o el agua escasean, las mixobacterias se agregan y forman estructuras verticales, construidas con algunos productos de excreción extracelular y con varias células. Las células bacterianas entran en un estado de reposo en estos «cuerpos fructíferos», recibiendo entonces el nombre de mixoesporas. En algunas especies, estas células se cubren con una gruesa y brillante pared celular; en otras, por el contrario, no se producen cambios y no parecen muy distintas de las bacterias activas, vegetativas. Algunas, como *Polyangium violaceum*, forman estructuras fructíferas brillantemente coloreadas. Otras producen «tallos» ramificados que son apenas visibles a simple vista. Algunas forman quistes llenos de esporas, de color oscuro y gruesa pared, llamados esporangiolos, los cuales se abren al ser humedecidos y liberan grandes cantidades de bacterias deslizantes individuales. Las bacterias deslizantes se reúnen para formar colonias migradoras. El ciclo vital completo de las mixobacterias tiene un gran parecido con el de los mixomicetes (Phyla Pr-22 y Pr-23). Algunas células vegetativas pueden pasar también a un estado de mixosporas fuera del cuerpo fructífero.

Todas las bacterias de la clase de las Mixobacteriales son aerobias obligadas; ninguna de ellas crece por fermentación. Estas bacterias producen, típicamente, unos enzimas capaces de hidrolizar macromoléculas como las proteínas, los ácidos nucleicos, los ésteres de ácidos grasos y polisacáridos complejos. Otras pueden incluso hidrolizar la celulosa. Algunas pueden, además, destruir por lisis a protoctistas o bacterias, excretando a su entorno enzimas digestivos u otros enzimas degradativos. Por osmotrofia, las mixobacterias absorben luego los nutrientes liberados tras la desintegración de su presa.

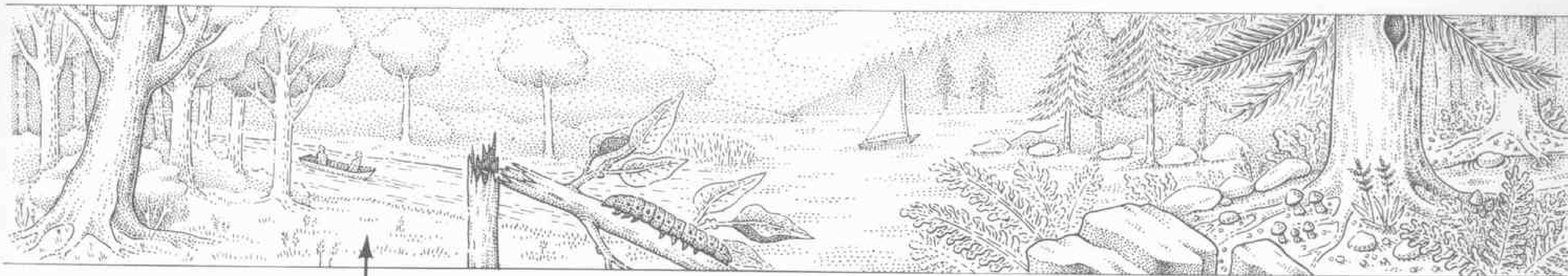
Las Mixobacteriales viven normalmente en los suelos; no se han aislado formas marinas. El cultivo de muchas de estas bacterias a lo largo de todo su ciclo vital es altamente problemático. Es muy probable que muchas especies, especialmente las de los trópicos, sean todavía desconocidas por la ciencia.

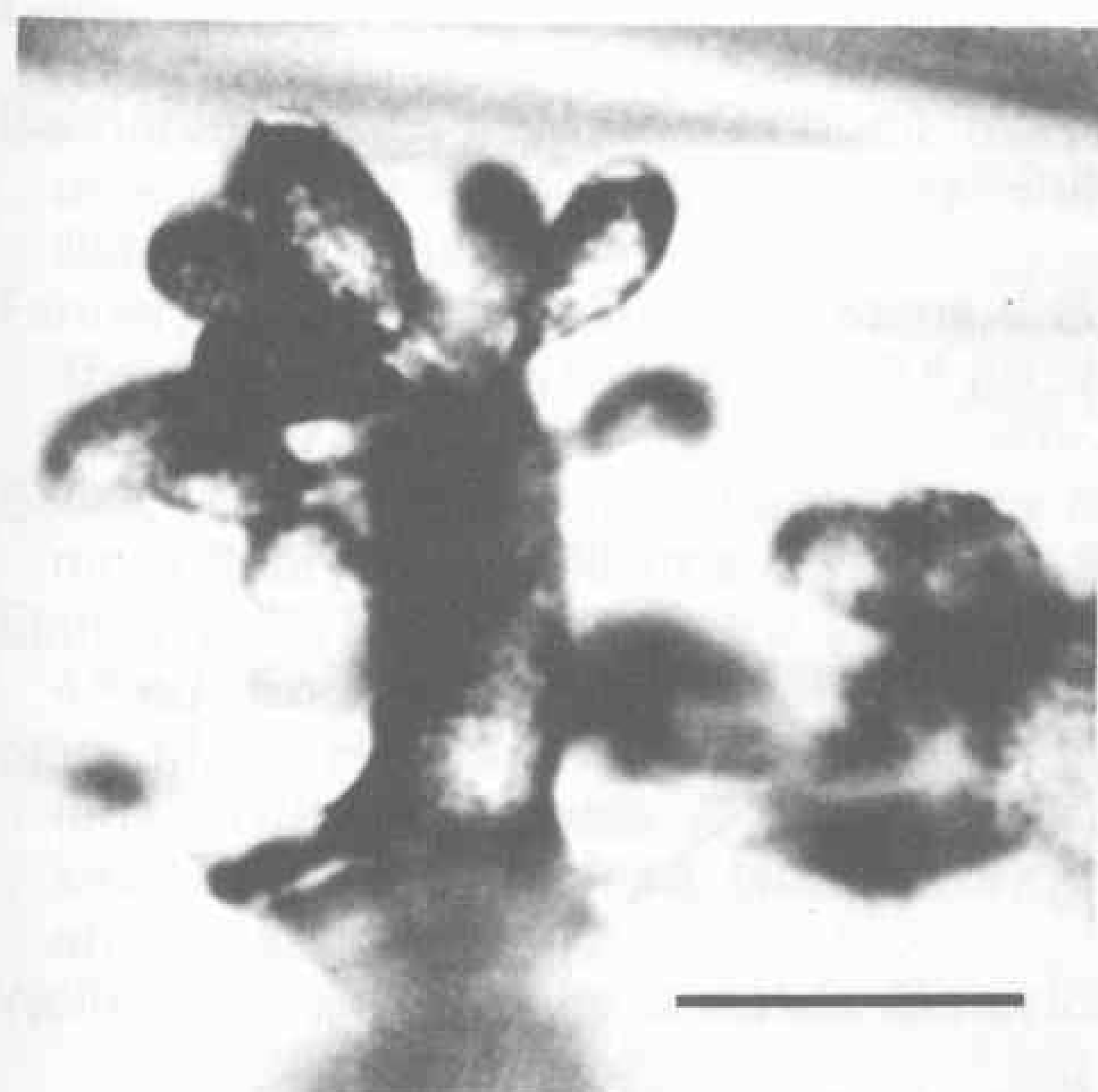
Las Citofagales tienen la característica común (y sólo por ello se hallan reunidas en esta clase) de poder desplazarse por deslizamiento en algún estadio de su ciclo vital y por el hecho de que pueden crecer heterotróficamente. Así pues, las bacterias de este grupo permanecen agrupadas en una especie de cajón de sastre, en espera de su reclasificación.

Se reconocen seis familias en esta clase. Una de ellas, las Citofagáceas, constituye un grupo de bacilos rectos o filamentos helicoidales rígidos, formas deslizantes que producen pigmentos anaranjados de tipo carotenoide. La familia incluye el género *Cytophaga*, que descompone el agar, la celulosa o la quitina, *Flexibacter*, que puede metabolizar carbohidratos menos resistentes, como el almidón y el glicógeno, y *Herpetosiphon*, que puede descomponer la celulosa pero no el agar o la quitina, y tiene una vaina alrededor de las células. Tres géneros que producen filamentos son *Flexithrix*, el género helicoidal *Saprospira*, ninguno de los cuales puede formar quistes, y *Sporytophaga*, que forma pequeñas células de resistencia llamadas microquistes.

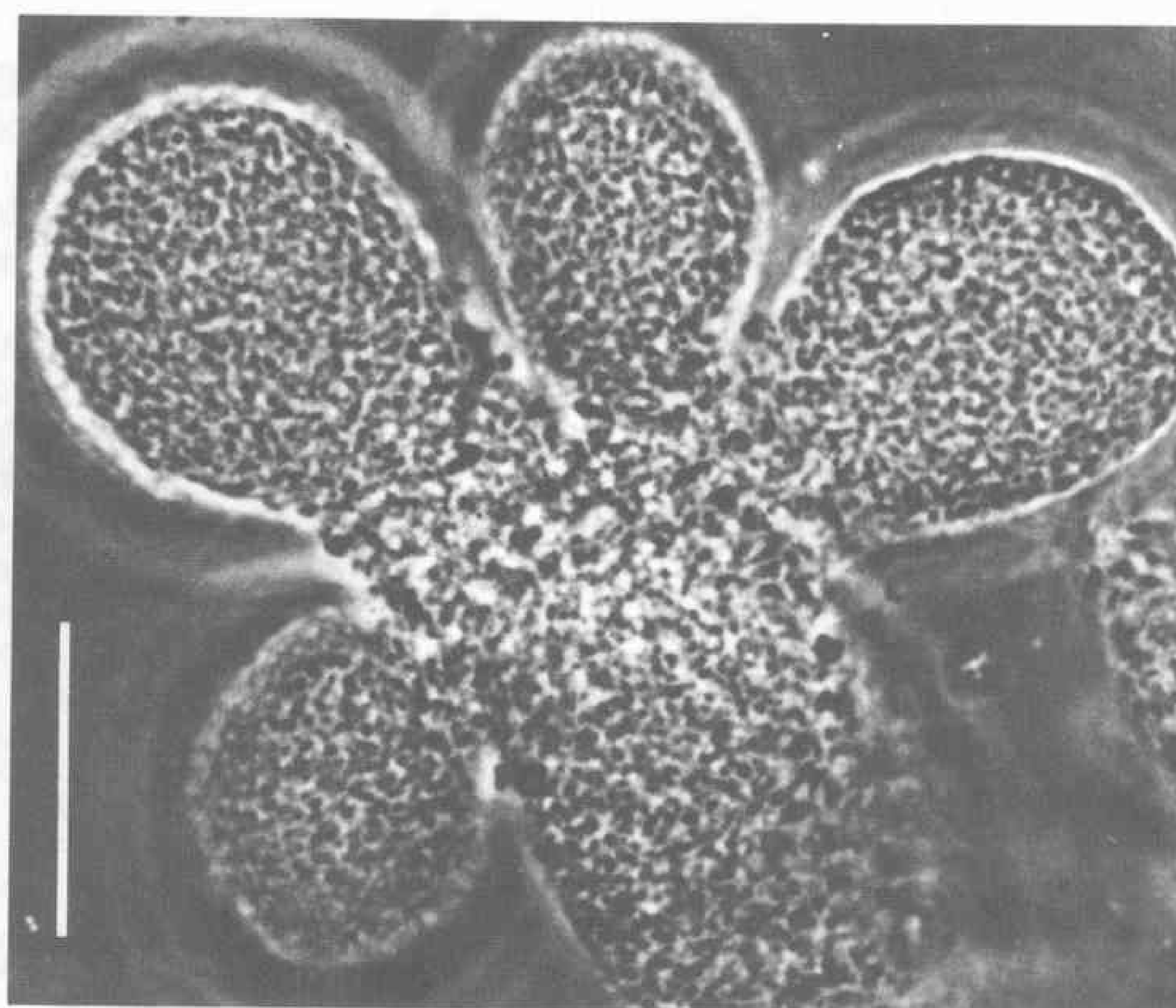
Otras dos familias, las Beggiatoáceas, representadas por el género de vida libre *Beggiatoa*, y las Simonsielláceas se definen negativamente: no tienen estadios de resistencia y no presentan suficiente pigmentación por carotenoides para ser visiblemente coloreadas. Las bacterias de la familia Beggiatoáceas son aerobias obligadas, e incluyen a bacterias filamentosas de amplia distribución, algunas de gran belleza, que se encuentran en zonas ricas en azufre formando una comunidad que ha recibido el nombre de «sulfuretum». Algunas de ellas, generalmente bacterias filamentosas con vaina, pueden crecer por quimiolitotrofia, oxidando los sulfuros a sulfatos. A menudo presentan forma de roseta, como se aprecia en nuestra ilustración. Las vainas de los individuos del género *Beggiatoa* presentan visibles gránulos de azufre y sus células contienen a menudo gránulos de volutina, ricos en fósforo o en ß-hidroxibutirato.

La familia de las Simonsielláceas comprende dos géneros de bacterias deslizantes: *Simonsiella* y *Alysiella*, desarrollándose ambas en la boca de los vertebrados. Han podido ser cultivadas en el laboratorio, pero sólo en medios complejos como la sangre o el suero. Las células de *Simonsiella* se agrupan en cortos filamentos planos, que recuerdan a los hormogonios de las cianobacterias filamentosas (Phylum M-7). Estos filamentos se fragmentan en unidades más pequeñas, que se desprenden y crecen independientemente. Las células terminales de los filamentos tienen los extremos redondeados. Las células de *Alysiella* se encuentran por pares en filamentos planos, y sus células terminales no son redondeadas. Cómo viven o qué hacen en la boca de los animales son cuestiones todavía desconocidas.

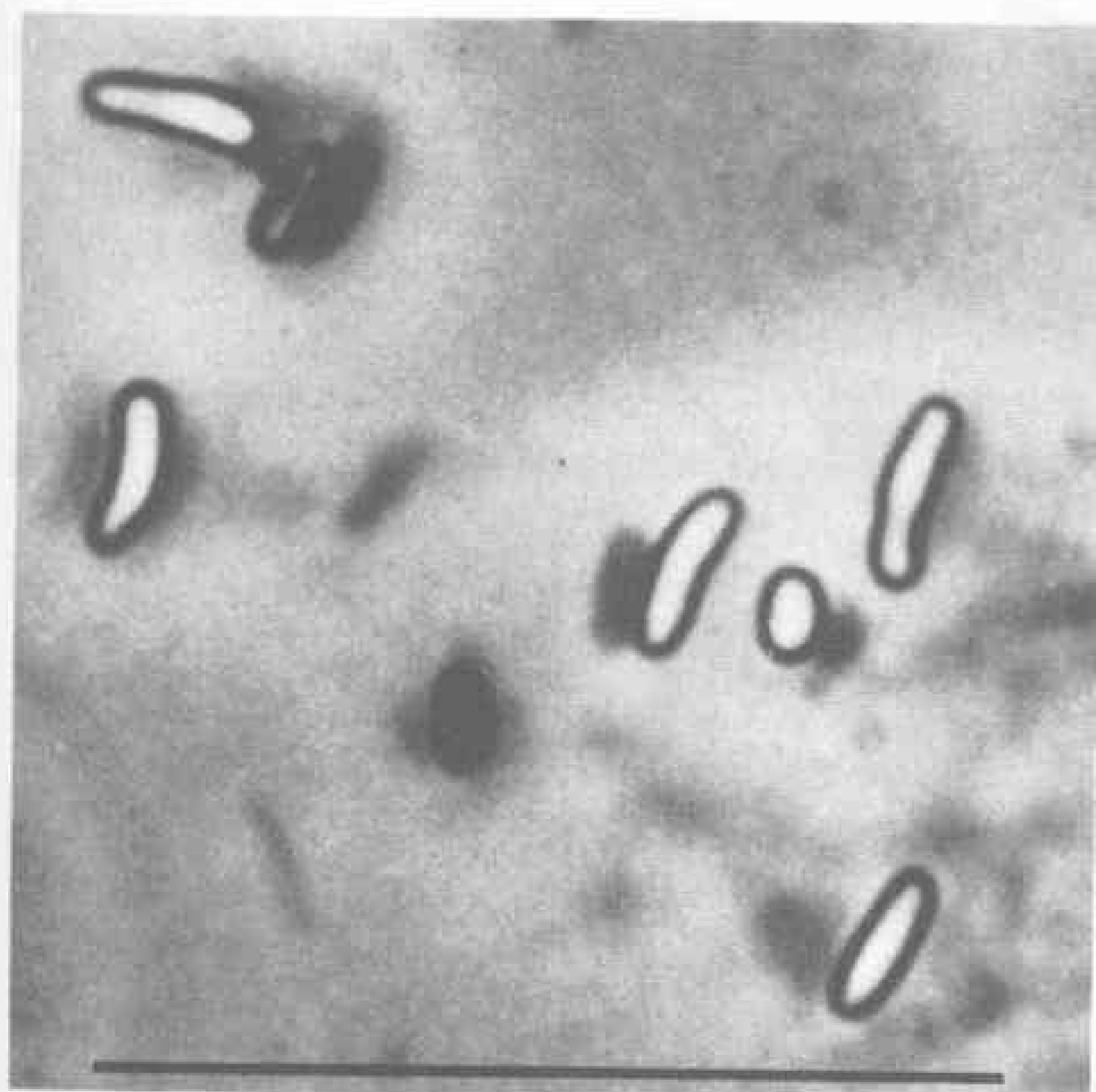




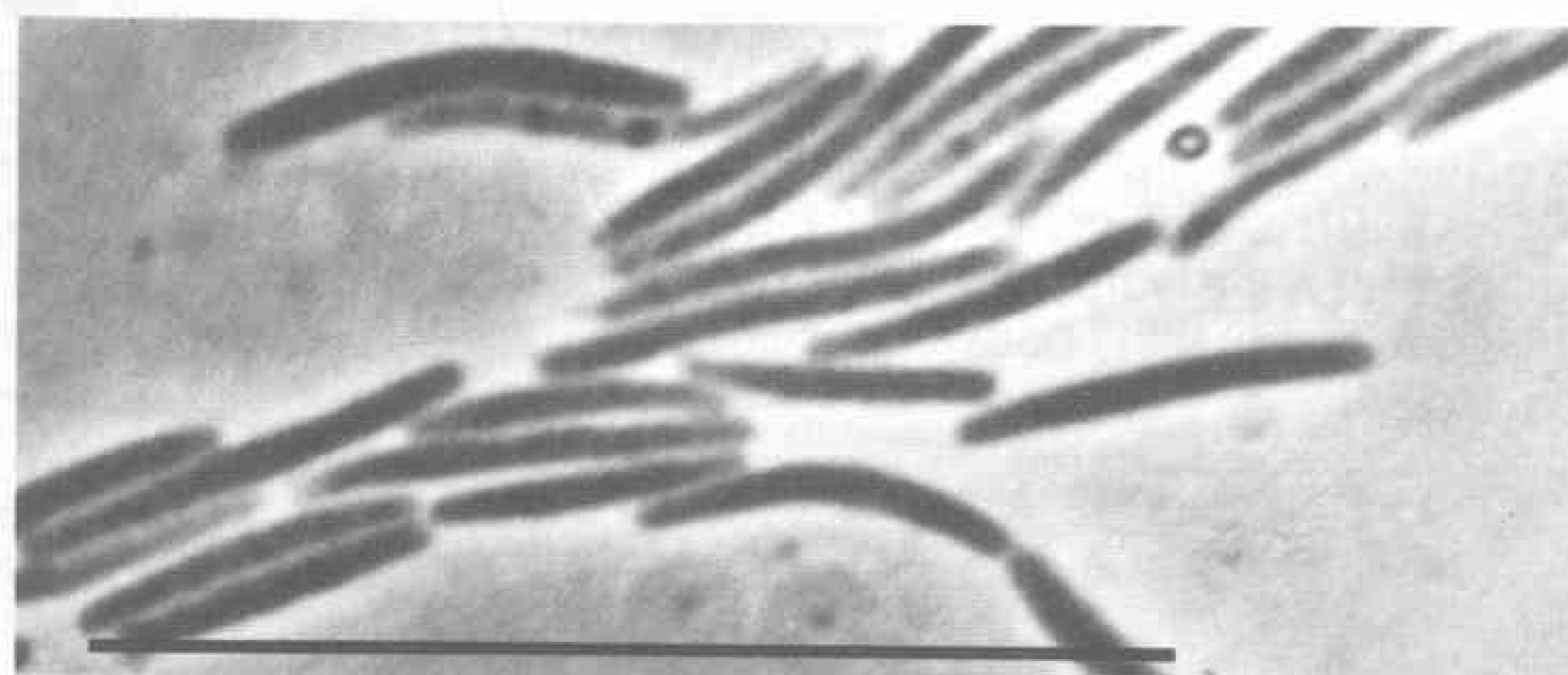






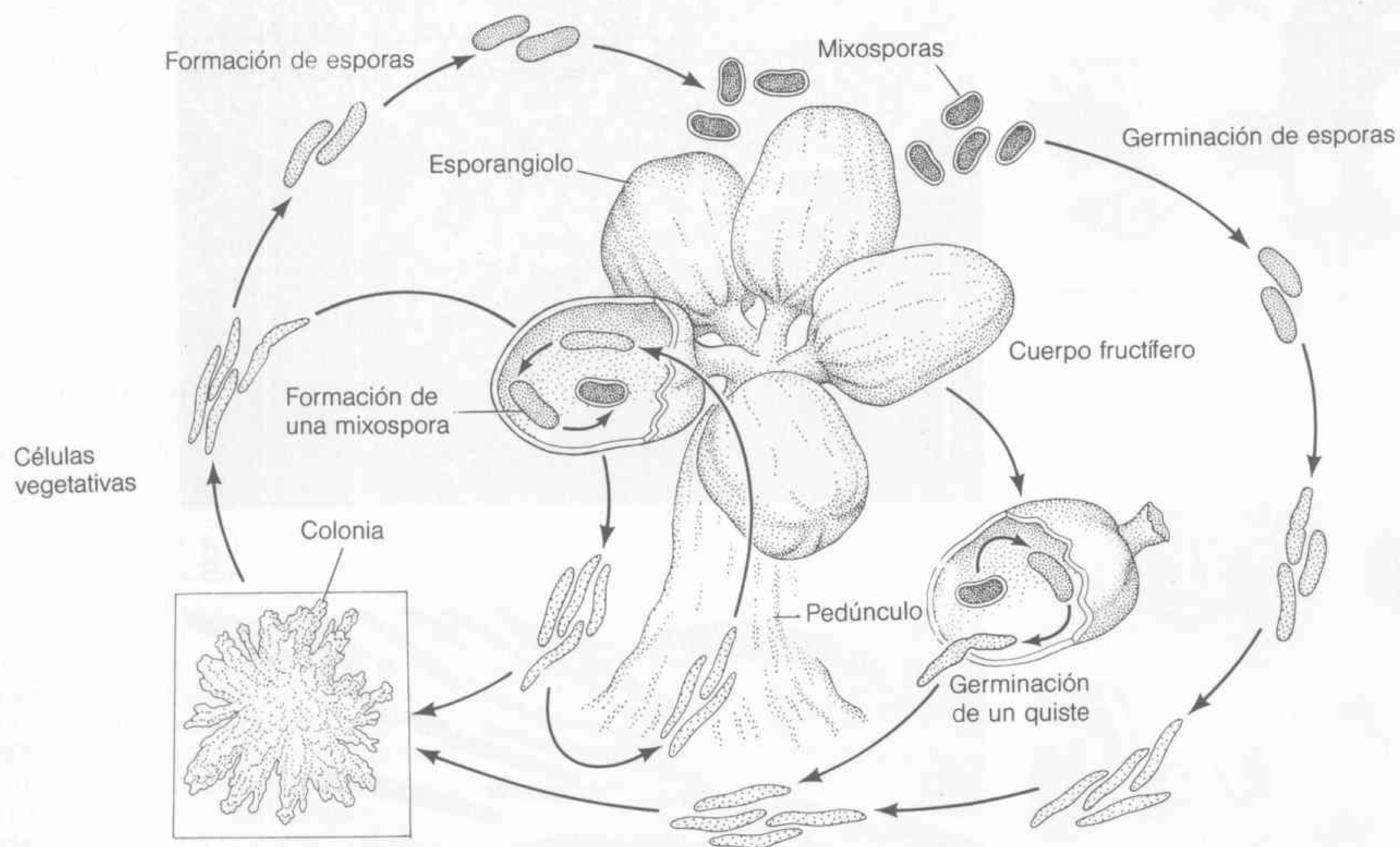








**A** La bacteria formadora de cuerpos fructíferos *Stigmetella aurantica,* que crece sobre restos vegetales en el suelo. Arriba a la izquierda: cuerpo fructífero. MO, barra de referencia = 100 µm. Arriba a la derecha: cuerpo fructífero en una preparación permanente. Contraste de fase, MO, barra de referencia = 50 µm. Abajo a la izquierda: mixosporas. MO, barra de referencia = 50 µm. Abajo a la derecha: célula vegetativa en desarrollo, deslizándose sobre una superficies sólidas. MO, barra de referencia = 50 µm. (Fotografías por cortesía de H. Reichenbach y M. Dworkin, en Starr, M., *The Prokariotes,* Nueva York, Springer, en prensa.)




**B** Ciclo vital de *Stigmatella aurantica*. (Dibujo de L. Meszoly, rotulado por M. Dworkin.)

# Bibliografía

## General


Buchanan, R. E. y N. E. Gibbons (eds.), *Bergey's manual of determinative bacteriology,* 8.ª ed., Baltimore (Maryland), Williams & Wilkins, 1974.
Fenner, F., B. R. McAuslan, C. A. Mims, J. Sambrook y D. O. White, *The biology of animal viruses,* 2.ª ed., Nueva York, Academic Press, 1974.
Gillies, R. R. y T. C. Dodds, *Bacteriology illustrated,* 2.ª ed., Baltimore (Maryland), Williams & Wilkins, 1968.
Stanier, R. Y., E. A. Adelberg y J. L. Ingraham, *The microbial world,* 4.ª ed., Englewood Cliffs (New Jersey), Prentice-Hall, 1976.
Starr, M. P., H. Stolp, H. G. Trüper, A. Balows y H. G. Schlegel (eds.), *The procaryotes: A handbook on habitats, isolation and identification of bacteria,* Nueva York y Heidelberg, Springer, en prensa.
Wolfe, S. L., *Biología de la célula,* Barcelona, Omega. 1976.


## M-1 Afragmabacterias


Bove, J. M. y J. F. Duplan (eds.), *Mycoplasms of man, animals, plants and insects,* Burdeos, INSERM, 1974.
Madoff, S. (ed.), *Mycoplasma and the L forms of bacteria,* Nueva York, Gordon and Breach, 1971.
Whitcomb, R. F., «The genus *Spiroplasma*»', en *Annual Review of Microbiology,* 34 (1980), 677-709.


## M-2 Bacterias fermentadoras


Brock, T. D., *Biología de los microorganismos,* Barcelona, Omega, 1978.
Stanier, R. Y., E. A. Adelberg y L. L. Ingraham, *The microbial world,* 4.ª ed., Englewood Cliffs (New Jersey), Prentice-Hall, 1976.
Prévot, A. y V. Fredette, *Manual for the classification and determination of the anaerobic bacteria,* Filadelfia, Lea & Febiger, 1965.


## M-3 Espiroquetas


Breznak, J. A., «Biology of nonpathogenic host-associated spirochetes», en *Critical Reviews in Microbiology,* 2 (1973), 457-489.
Brock, T. D., *Biología de los microorganismos,* Barcelona, Omega, 1978.
Canale-Parola, E., «Motility and chemotaxis of spirochetes», en *Annual Review of Microbiology,* 32 (1978), 69-99.
Poindexter, J. S., *Microbiology, an introduction to protists,* Nueva York, Macmillan, 1971.*


## M-4 Tiopneutes


Brock, T. D., *Biología de los microorganismos,* Barcelona, Omega, 1978.
Frobisher, M., R. D. Hinsdill, K. T. Crabtree y C. R. Goodheart, *Fundamentals of microbiology,* 9.ª ed., Filadelfia, Saunders, 1974.
Stanier, R. Y., E. A. Adelberg y J. L. Ingraham, *The microbial world,* 4.ª ed., Englewood Cliffs (New Jersey), Prentice-Hall, 1976.
Hammill, T.M et al (1973) Canadian Journal of Microbiology 19: 753-756


## M-5 Metanocreadoras


Doetsch, R. N. y T. M. Cook, *Introduction to bacteria and their ecobiology,* Baltimore (Maryland), University Park Press, 1973.
Mitchell, R., *Introduction to environmental microbiology,* Englewood Cliffs, (New Jersey), Prentice-Hall, 1974.
Mah, R. A., D. M. Ward, L. Baresi y L. Grass, 'Biogenesis of methane', en *Annual Review of Microbiology,* 31 (1977), 309-341.


ver Fotografia Pag 39

## M-6 Bacterias fotosintéticas anaerobias


Brock, T. D., *Biología de los microorganismos,* Barcelona, Omega, 1978.
Clayton, R. B. y W. R. Sistrom (eds.), *The photosynthetic bacteria,* Nueva York, Plenum Press, 1978.
Stanier, R. Y., E. A. Adelberg y J. L. Ingraham, *The microbial world,* 4.ª ed., Englewood Cliffs (New Jersey), Prentice-Hall, 1976.


## M-7 Cianobacterias


Brock, T. D., *Biología de los microorganismos,* Barcelona, Omega, 1978.
Fogg, G. E., W. D. P. Steward, P. Fay y A. E. Walsby, *The blue-green algae,* Londres y Nueva York, Academic Press, 1973.
Stannier, R. Y., E. A. Adelberg y J. L. Ingraham, *The microbial world,* 4.ª ed., Englewood Cliffs (New Jersey), Prentice-Hall, 1976.


---

* La palabra protista en este título se refiere tanto a microorganismos procariotas como eucariotas. Esta práctica tiende a abandonarse en la actualidad.

### M-8 Cloroxibacterias

Lewin, R. A., «Prochlorophyta as a proposed new division of algae», en *Nature,* 261 (1976), 697-698.
Lewin, R. A., «*Prochloron,* type genus of the prochlorophyta», en *Phycologia,* 16 (1977), 217.
Whatley, J. M., P. John y F. R. Whatley, «From extracellular to intracellular: The establishement of mitochondria and chloroplast», en *Proceedings of the Royal Society of London* (serie B), 204 (1979), 165-187.

### M-9 Bacterias aerobias fijadoras de nitrógeno

Alexander, M., *Microbial ecology,* Nueva York, John Wiley and Sons, 1971.
Brock, T. D., *Biología de los microorganismos,* Barcelona, Omega, 1978.
Frobisher, M., R. D. Hinsdill, K. T. Crabtree y C. R. Goodheart, *Fundamentals of microbiology,* 9.ª ed., Filadelfia, W. B. Saunders, 1974.

### M-10 Pseudomonas

Brock, T. D., *Biología de los microorganismos,* Barcelona, Omega, 1978.
Frobisher, M., R. D. Hinsdill, K. T. Crabtree y C. R. Goodheart, *Fundamentals of microbiology,* 9.ª ed., Filadelfia, W. B. Saunders, 1974.
Stannier, R. Y., N. J. Palleroni y M. Douderoff, «The aerobic pseudomonads: a taxonomic study», en *Journal of General Microbiology,* 43 (1966), 159-271.

### M-11 Aeroendosporas

Brock, T. D., *Biología de los microorganismos,* Barcelona, Omega, 1978.
Frobisher, M., R. D. Hinsdill, K. T. Crabtree y C. R. Goodheart, *Fundamentals of microbiology,* 9.ª ed., Filadelfia, W. B. Saunders, 1974.
Poindexter, J. S., *Microbiology: An introduction to protist,* Nueva York, Macmillan, 1971.*

### M-12 Micrococos

Brock, T. D., *Biología de los microorganismos,* Barcelona, Omega, 1978.
Poindexter, J. S., *Microbiology: An introduction to protists,* Nueva York, Macmillan, 1971.*
Stanier, R. Y., E. A. Adelberg y J. L. Ingraham, *The microbial world,* 4.ª ed., Englewood Cliffs (New Jersey), Prentice-Hall, 1976.

### M-13 Bacterias quimiautótrofas

Doetsch, R. N. y T. M. Cook, *Introduction to bacteria and their ecobiology,* Baltimore (Maryland), University Park Press, 1973.
Sieburth, J. M., *Sea microbes,* Nueva York, Oxford University Press, 1979.
Stanier, R. Y., E. A. Adelberg y J. L. Ingraham, *The microbial world,* 4.ª ed., Englewood Cliffs (New Jersey), Prentice-Hall, 1976.

### M-14 Omnibacterias

Baumann, P. y L. Baumann, «Biology of the marine enterobacteria: genera *Beneckea* and *Photobacterium*», en *Annual Review of Microbiology,* 31 (1977), 39-61.
Brock, T. D., *Biología de los microorganismos,* Barcelona, Omega, 1978.
Poindexter, J. S., *Microbiology: An introduction to protists,* Nueva York, Macmillan, 1971.*
Sieburth, J. M., *Sea microbes,* Nueva York, Oxford University Press, 1979.

### M-15 Actinobacterias

Brock, T. D., *Biología de los microorganismos,* Barcelona, Omega, 1978.
Hawker, L. E. y A. H. Linton (eds.), *Micro-organisms: Function, form and environment,* Nueva York, American Elsivier, 1971.
Slack, J. M. y M. A. Gerencser, *Actinomyces, filamentous bacteria: Biology and pathogenicity,* Minneapolis (Minnesota), Burgess, 1975.
Veldkamp, H., «Saprophytic coryneform bacteria», en *Annual Review of Microbiology,* 24 (1970), 209-240.

### M-16 Mixobacterias

Doetsch, R. N. y T. M. Cook, *Introduction to bacteria and their ecobiology,* Baltimore (Maryland), University Park Press, 1973.
Kaiser, D., C. Manoil y M. Dworkin, «Myxobacteria: cell interactions, genetics and development», en *Annual Review of Microbiology,* 33 (1979), 595-639.
Lechevalier, H. A. y D. Pramer, *The microbes,* Filadelfia, J. B. Lippincott, 1971.

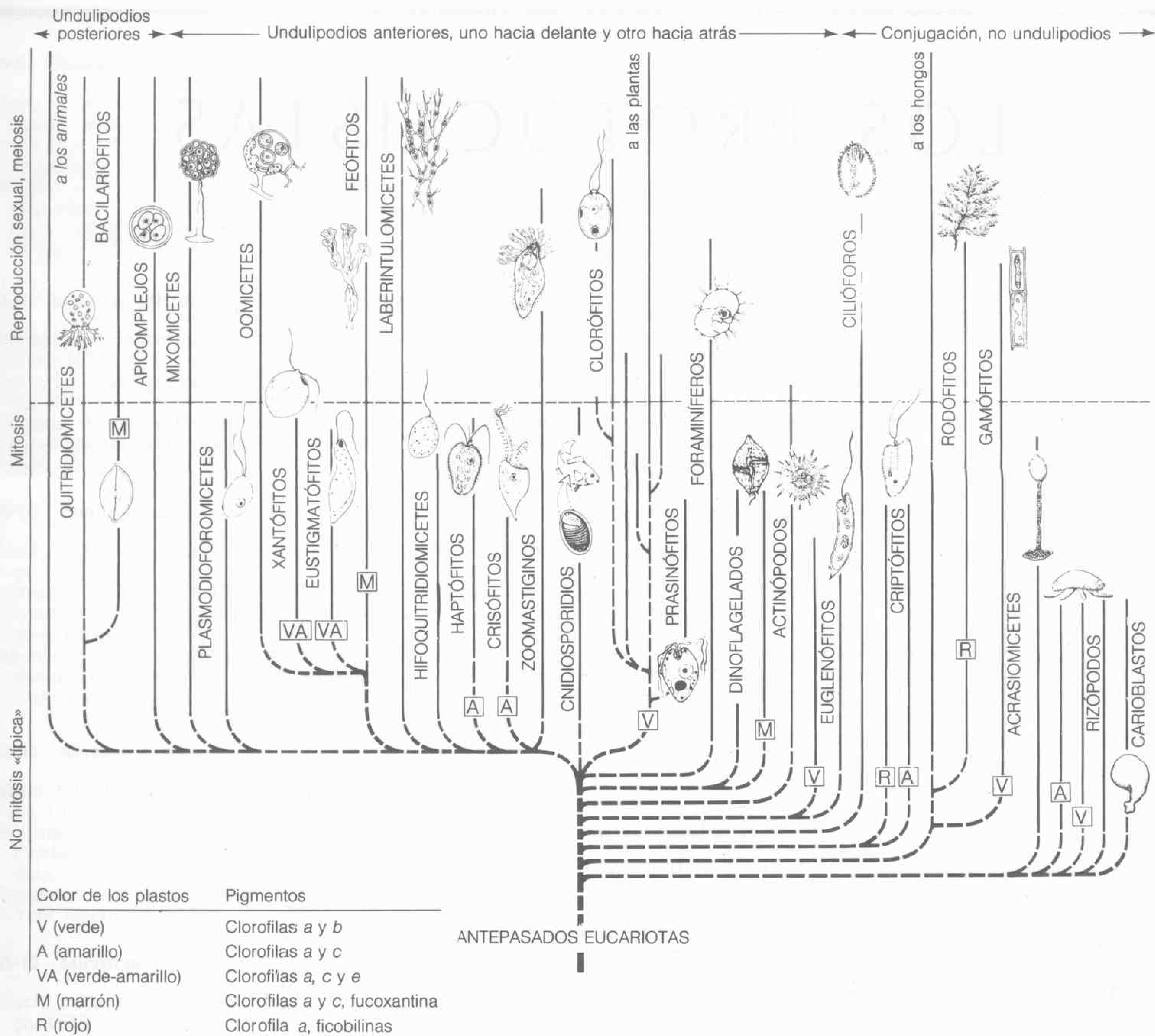

---

* La palabra protista en este título se refiere tanto a microorganismos procariotas como eucariotas. Esta práctica tiende a abandonarse en la actualidad.

CAPÍTULO

# 2

# LOS PROTOCTISTAS




| Color de los plastos | Pigmentos |
|---|---|
| V (verde) | Clorofilas *a* y *b* |
| A (amarillo) | Clorofilas *a* y *c* |
| VA (verde-amarillo) | Clorofilas *a*, *c* y *e* |
| M (marrón) | Clorofilas *a* y *c*, fucoxantina |
| R (rojo) | Clorofila *a*, ficobilinas |

# LOS PROTOCTISTAS

Del griego, *protos,* el primero; *ktistos,* establecer.

EL reino de los Protoctistas se define por exclusión: sus miembros no son animales (los cuales se desarrollan a partir de blástulas), ni plantas (que se desarrollan a partir de un embrión), ni hongos (que carecen de undulipodios y se desarrollan a partir de esporas) ni procariotas. En este reino se sitúan los microorganismos eucariotas y sus descendientes inmediatos: todas las algas nucleadas (incluyendo algas multicelulares), hongos acuáticos undulipodiados (flagelados), los mixomicetes, los laberintulomicetes y los protozoos. Todas las células protoctistas tienen propiedades característicamente eucariotas, como la aerobiosis y la respiración mitocondrial, y muchas tienen undulipodios 9+2 en algún estadio de su ciclo vital.

¿Por qué llamarlos *protoctistas* en lugar de *protistas*? Desde el siglo XIX, la palabra *protista,* tanto usada formalmente como informalmente, tiene connotaciones de organismo unicelular. Sin embargo, en estos últimos veinte años, se ha debilitado la base para clasificar a los organismos unicelulares separadamente de los multicelulares. Se ha visto que la cualidad de multicelular ha evolucionado varias veces a partir de formas unicelulares, y que muchos organismos multicelulares se hallan más estrechamente relacionados con ciertos organismos unicelulares que con cualquier otro organismo multicelular. Por ejemplo, los ciliados (Phylum Pr-18, Cilióforos), que son unos microbios unicelulares, incluyen como mínimo una especie capaz de formar un sorocarpo (estructura multicelular portadora de esporas). También los euglenoides (Phylum Pr-6), los crisófitos (Phylum Pr-4) y la diatomeas (Phylum Pr-11) tienen formas derivadas multicelulares.

Nosotras hemos adoptado el concepto de protoctistas propuesto por H. F. Copeland en 1956 (véase la bibliografía al final del capítulo). La palabra protoctista fue introducida por John Hogg en 1861 para designar a «todas las criaturas inferiores, o los seres orgánicos más primitivos, tanto *Protophyta* ..... de naturaleza más parecida a las plantas, como *Protozoa* ..... de naturaleza relacionada con los animales». Copeland advirtió, como ya habían hecho muchos otros científicos del siglo XIX, el absurdo de designar a las *Laminarias* gigantes con una palabra, *protista,* que implicaba la cualidad de unicelular, y por tanto tamaño reducido. Propuso entonces la creación del reino de los Protoctistas, ampliamente definido para acomodar tanto a algunos organismos multicelulares, como a organismos unicelulares cuyos descendientes son iguales a los organismos paternos. Así pues, en este reino se hallan tanto organismos gigantes del tipo de las *Laminarias,* como diminutas algas, por ejemplo la criptofícea

*Nephroselmis.* El reino así definido soluciona el problema de delimitación de fronteras que surge si se incluyen a los organismos unicelulares con los demás reinos multicelulares.

En este libro proponemos 27 *phyla* de protoctistas. Esta cifra es más producto de una inclinación personal que de una tradición, puesto que no se han establecido normas para definir los *phyla* protoctistas. Nuestras agrupaciones son discutibles; por ejemplo, algunos científicos consideran que los Carioblastos (Phylum Pr-1), con una sola especie de ameba no mitótica, deberían situarse en el Phylum de los Rizópodos (Pr-3) con las otras amebas, o que los mixomicetes unicelulares o plasmodiales (Phyla Pr-22 y 23) deberían estar reunidos en un único *phylum.* Otros creen que los quitridiomicetes, los hifoquitridiomicetes y los oomicetes pertenecen a los hongos, y que los clorófitos pertenecen a las plantas. Algunos insisten en que las algas quetoforales y los prasinofitos deberían considerarse como *phyla.* Hay argumentos en pro y en contra de estos puntos de vista.* El sistema propuesto por nosotras tiene la ventaja de definir con precisión los tres reinos multicelulares, pero la desventaja de agrupar las amebas, las algas marinas, los hongos acuáticos y otros eucariotas con pocas características en común en el reino de los Protoctistas.

Los protoctistas son acuáticos: algunos son principalmente marinos, otros son de agua dulce, y otros viven en tejidos de organismos con alto contenido acuoso. Casi cada especie de animales, plantas u hongos está asociada con protoctistas. Algunos *phyla* de los protoctistas, como los Apicomplejos (Pr-19) y los Cnidiosporidios (Pr-20), incluyen centenares de especies parásitas de otros organismos.

Nadie sabe concretamente el número de especies de protoctistas, aunque se cuentan por miles en la bibliografía.** Tradicionalmente, los hongos acuáticos y los parásitos de las plantas han sido tratados en la literatura micológica; los protozoos parásitos, en la literatura médica; las algas, en la literatura botánica; los protozoos de vida libre, en la literatura zoológica, etc. Las incoherencias en la

---

* Para más detalles en sistemas alternativos, véase R. H. Whittaker y L. Margulis, «Protist classification and the kingdoms of organisms», en *BioSystems,* 10 (1978), 3-18.

** Georges Merinfeld estima que hay más de 65 000 especies (comunicación personal).

descripción, en la nomenclatura y en la definición de las especies han conducido a una confusión que este libro trata de clarificar. Otro motivo de complicación es que el grupo de microbios eucariotas es muy amplio, con gran diversidad en las zonas tropicales, mientras que los especialistas en protozoología y ficología son escasos y se hallan principalmente en las zonas templadas septentrionales. Además, para clasificar las especies de protoctistas de vida libre a menudo se requieren estudios genéticos y ultraestructurales de larga duración. Por otra parte, las subvenciones para este tipo de estudios son limitadas, puesto que muchos protoctistas no son alimenticios ni causan enfermedades a los hombres, y no tienen una importancia económica directa.

Los protoctistas manifiestan una destacada diversidad en organización celular, tipo de división celular y ciclo vital. Algunos son fotoautótrofos (con autotrofia oxigénica), otros son heterótrofos (que se alimentan por ingestión o absorción). En muchas especies, el tipo de nutrición depende de las condiciones imperantes: fotosintetizan cuando hay luz abundante y en la oscuridad actúan como heterótrofos. Sin embargo, aunque los protoctistas presentan mayor diversidad en estilo de vida y nutrición que los animales, hongos y plantas, metabólicamente son mucho menos variados que las bacterias.

Muchas diferencias entre los protoctistas y los animales, hongos y plantas han sido reveladas gracias a un mayor conocimiento de la ultraestructura, la genética, el ciclo vital, los modelos de desarrollo, la organización cromosómica, la fisiología, el metabolismo y las secuencias de aminoácidos en las proteínas de los protoctistas. Se ha llegado a sugerir, incluso, que los principales grupos de protoctistas, considerados como *phyla* en esta obra, son tan distintos entre ellos que merecen la categoría de reinos, y que deberían crearse cerca de veinte reinos para incluirlos.*

Con el respeto debido a sus diferencias, con el reconocimiento de su herencia eucariota común, con un sentimiento de humildad por su complejidad y por nuestra ignorancia, presentamos a continuación nuestros 27 *phyla* de protoctistas.

---

* G. F. Leedale, «How many are the kingdoms of organisms?», en *Taxon*, 23 (1974), 261-270.

# Pr-1 Carioblastos

Del griego, *karyon*, núcleo; *blastos*, yema.

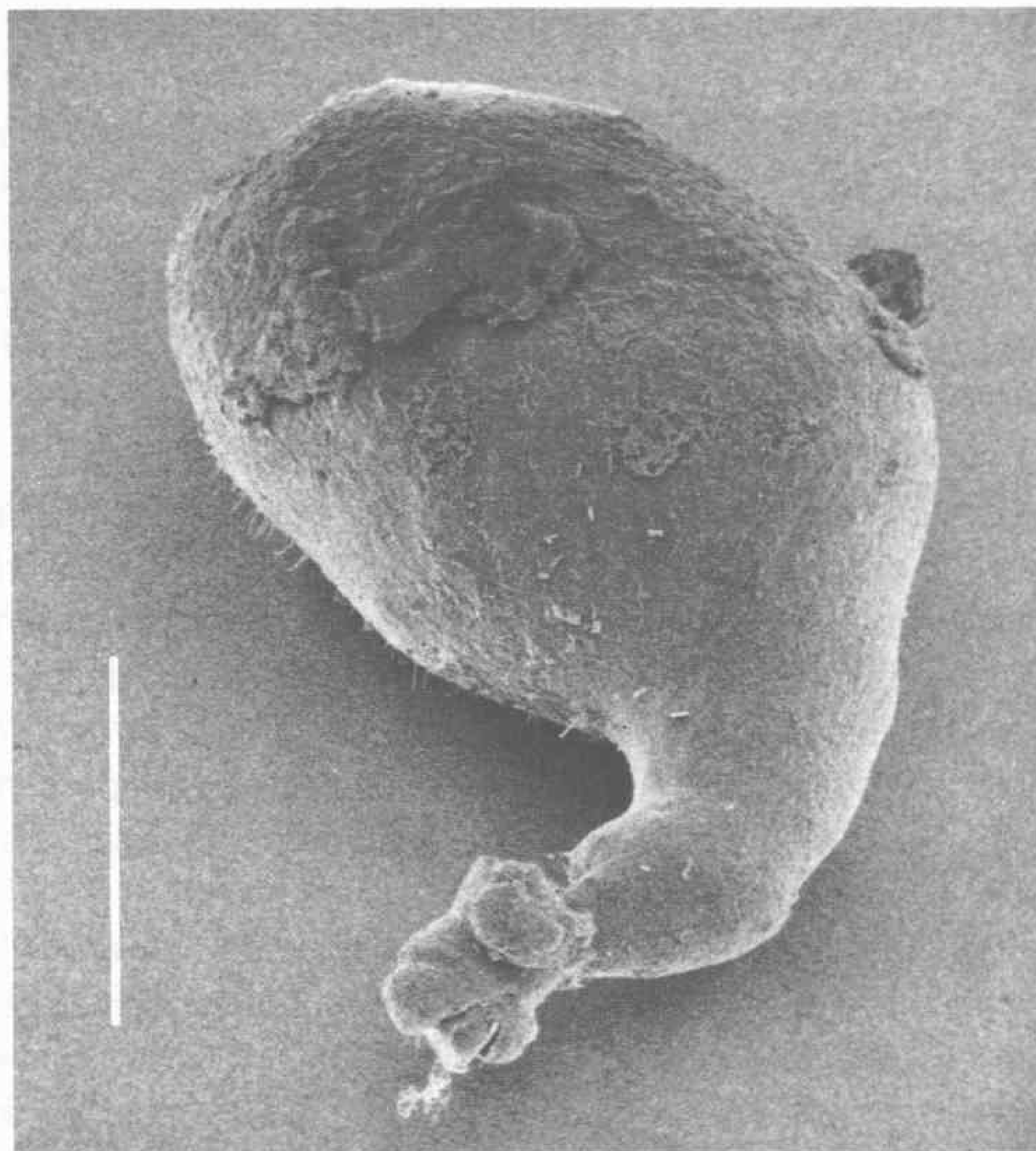


Los carioblastos son células gigantes, apreciables a simple vista. Son, posiblemente, los más primitivos eucariotas vivos. Son unos organismos enigmáticos que se clasifican como eucariotas por una razón muy simple: sus núcleos están rodeados por una membrana. Sin embargo, carecen de casi todos los demás órganos citoplasmáticos característicos de los eucariotas: no tienen retículo endoplasmático, ni aparato de Golgi, ni mitocondrias, ni cromosomas, ni centriolos. El *phylum* comprende una única y bien estudiada especie; *Pelomyxa palustris*. Tiene el aspecto de una ameba de gran tamaño con muchos núcleos, pero tras una observación más detallada se ve que carece de mitocondrias y, lo que es más sorprendente, que sus núcleos no se dividen por un proceso mitótico: no hay cromosomas, huso mitótico ni centriolos. Parece ser que los núcleos se dividen directamente, igual que hacen las bacterias: se forman nuevas membranas y aparecen luego dos núcleos allí donde sólo había uno.

Hasta hace poco se creía también en una ausencia de microtúbulos y undulipodios, pero a finales de los años setenta se observaron unos microtúbulos subpeliculares y un undulipodio intracelular no funcional (de estructura 9+2). Estas observaciones sugieren que *Pelomyxa*, como los demás organismos eucariotas, evolucionó a partir de antepasados undulipodiados, pero en este caso los microtúbulos y el undulipodio no tienen relación con la división celular. Obviamente, no hay formación de gametos ni ningún otro tipo de manifestación sexual.

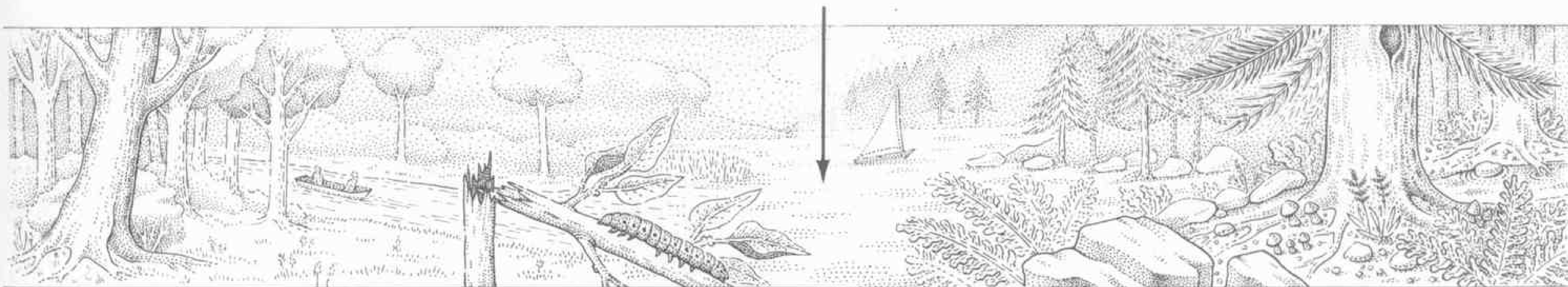
*Pelomyxa palustris* se ha encontrado en un sólo hábitat: el fondo lodoso de estanques de agua dulce. De hecho, casi todos los estudios han sido realizados con ejemplares obtenidos del estanque del Elefante en la Universidad de Oxford. El estanque del Elefante, situado en unos jardines traseros al Museo de la Universidad, debe su nombre a que en el siglo XIX los taxidermistas que preparaban exposiciones en el Museo tiraban allí los restos inútiles de los elefantes. En el fondo lodoso del pequeño lago, *Pelomyxa* se alimenta de algas y bacterias. Allí crece, se multiplica y sobrevive a los inviernos ingleses, y sin embargo ningún científico ha sido capaz de conseguir su desarrollo en el laboratorio. Los que estudian *P. palustris* deben contentarse con recolecciones esporádicas de estos organismos en aguas estancadas.

*Pelomyxa* parece ser un organismo microaerofílico (requiere concentraciones de $O_2$ menores que la mayoría de los eucariotas). Esta ameba gigante tiene dos tipos de bacterias endosimbiontes, que posiblemente tengan una función equivalente a las mitocondrias de los demás eucariotas. Los endosimbiontes de un tipo se sitúan alrededor de cada uno de los núcleos formando un anillo regular, y reciben por ello el nombre de bacterias perinucleares. Los endosimbiontes del otro tipo se hallan esparcidos por el citoplasma. Son diferentes especies bacterianas, con una estructura característica de la pared celular. *Pelomyxa* muere si recibe un tratamiento con antibióticos que afecte a sus bacterias endosimbiontes. Antes de que la ameba muera, se acumulan ácido láctico y otros metabolitos en el citoplasma. Se cree que las bacterias simbiontes extraen el ácido láctico del citoplasma y lo metabolizan. De todos modos, la presencia de estas bacterias acompañantes parece ser imprescindible. *Pelomyxa* tiene vacuolas y acumula glicógeno, un polisacárido que también es almacenado por muchos tipos de células animales.

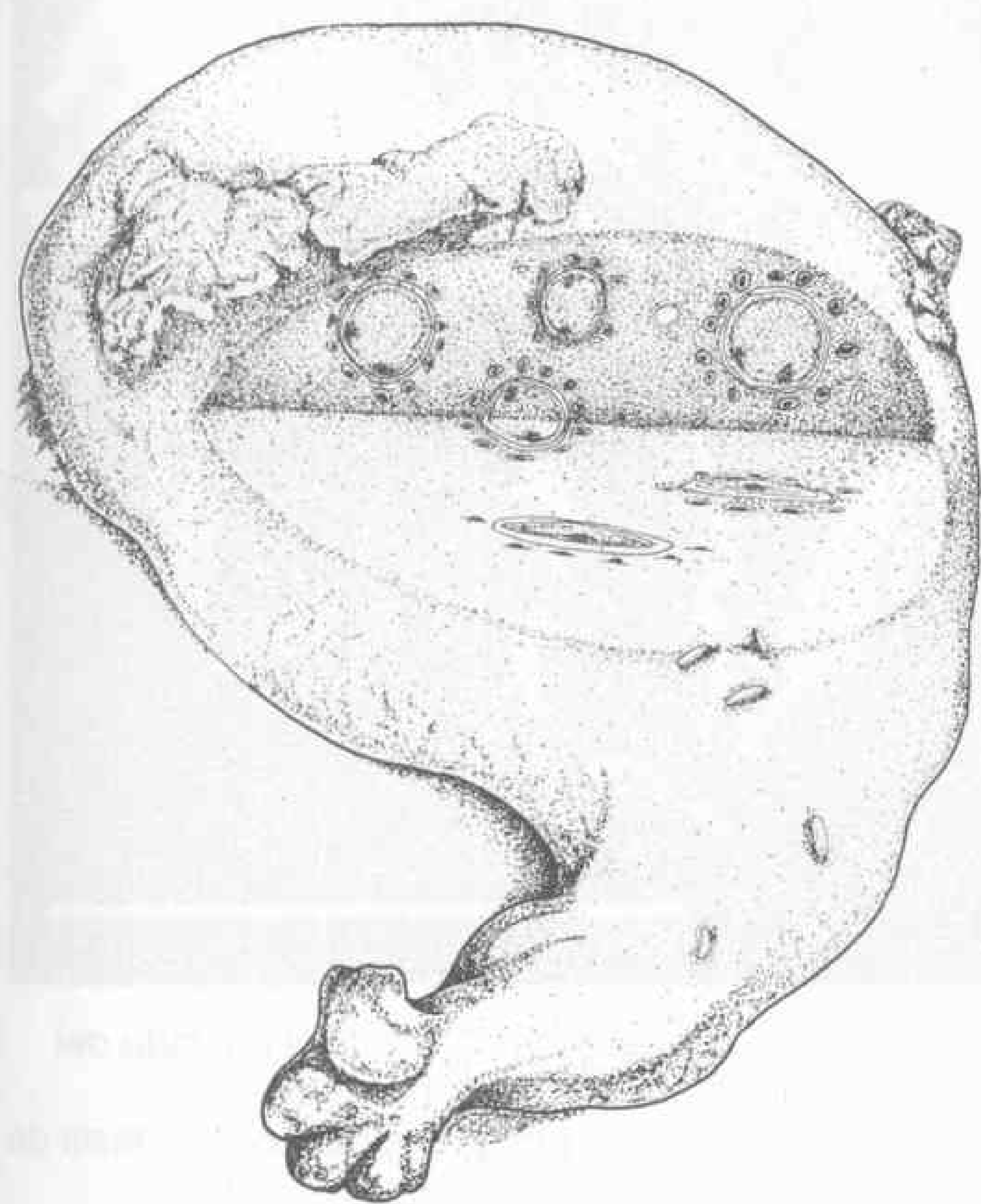





La posibilidad de que los microbios eucariotas del tipo *Pelomyxa* sean predecesores de los otros protoctistas es difícil de determinar. En todo caso, la ausencia de cualquier vestigio de mitosis sitúa a esta especie en un apartado distinto del de los otros eucariotas.



*Pelomyxa palustris.* MEB, barra de referencia = 100 µm. (Fotografía por cortesía de E. W. Daniels, en Jeon, K. W. (ed.), *The biology of amoeba,* Academia Press, 1973; dibujos de R. Golder.)



Terminación en forma de cola

¿Mitocondrias Primitivas?

Bacterias simbiontes

Núcleo

Vacuolas

Gránulos de cromatina

Bacterias simbiontes perinucleares

Vacuolas alimenticias

Corpúsculo de glicógeno

Núcleo

Membrana nuclear

¿Primitivo Retículo Endoplasmático?

# Pr-2 Dinoflagelados

Del griego, *dinos,* rotación; del latín, *flagellum,* látigo.

*Amphidinium*
*Ceratium*
*Cystodinium*
*Dinothrix*
*Erythropsidium*
*Gonyaulax*
*Gymnodinium*
*Nematodinium*
*Noctiluca*
*Peridinium*
*Polykrikos*
*Prorocentrum*
*Protopsis*
*Warnowia*

Casi todas las especies conocidas de dinoflagelados, que se cuentan por millares, son formas planctónicas marinas, especialmente abundantes en los mares templados. La mayoría son unicelulares, pero algunos pueden formar colonias. Algunas pocas especies son parásitas o viven epifíticamente sobre animales marinos u otros organismos.

Algunos dinoflagelados producen fuertes toxinas que se acumulan en los peces o en los invertebrados marinos. Las mareas rojas, muy tóxicas en algunas ocasiones, son pruinas coloreadas de microbios marinos dominadas por dinoflagelados como, por ejemplo, *Gonyaulax tamarensis.*

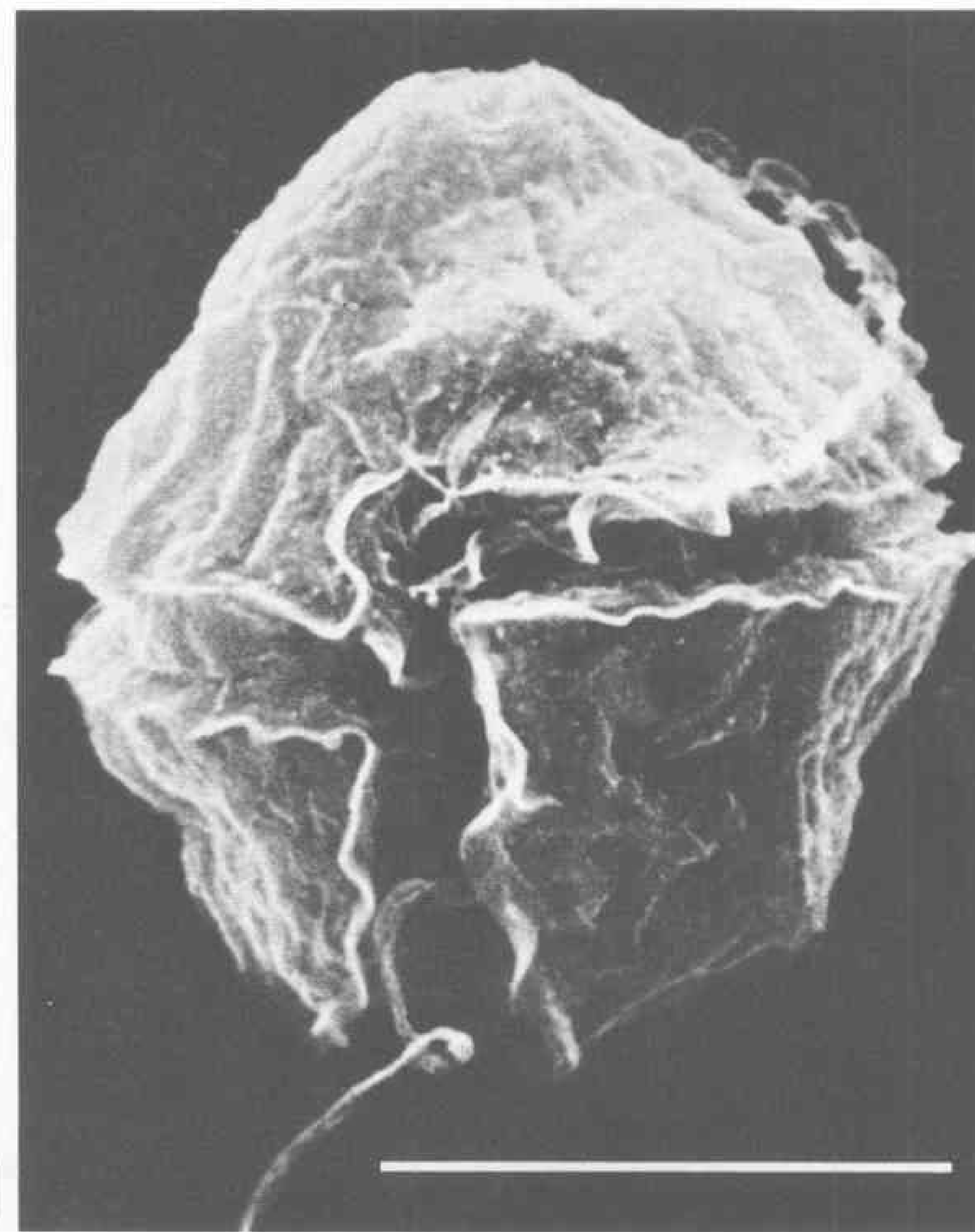
Muchos dinoflagelados son bioluminiscentes por la noche y producen un centelleo luminoso en las olas del mar. *Noctiluca miliaris* es una especie carnívora, unicelular pero de gran tamaño, y que tiene un gran tentáculo con el que puede capturar diversos microorganismos.

Los dinoflagelados forman a menudo asociaciones simbióticas con celenterados marinos, como los corales o anémonas, y con almejas. En realidad, es un dinoflagelado, *Gymnodinium microadriaticum,* el organismo fotosintético de simbiosis intracelular más común en las comunidades de los arrecifes.

Los dinoflagelados tienen el núcleo rodeado por una membrana, y dos undulipodios, uno de los cuales se halla encajado en un surco característico que rodea a la célula. En su punto de inserción, estos undulipodios forman un ángulo recto. A menudo, cuando ambos se mueven, la célula da vueltas sobre sí misma. La mayoría de los dinoflagelados tienen una pared rígida, llamada teca, formada por placas incluidas en la membrana plasmática de la célula. En muchos casos, las placas se componen de celulosa con incrustaciones de sílice.

Algunos dinoflagelados son autótrofos, otros son heterótrofos. En caso de fotosintetizar, contienen plástidos de color pardo, con pigmentos como la clorofila *a* y $c_2$ (aunque algunas veces también tienen clorofila $c_1$), ß y γ-caroteno, un carotenoide particular de los dinoflagelados llamado peridinina y varias xantinas (diadinoxantina, diatoxantina, dinoxantina, fucoxantina, neofucoxantina, y neoperidinoxantina). Los dinoflagelados fotosintéticos acumulan almidón.

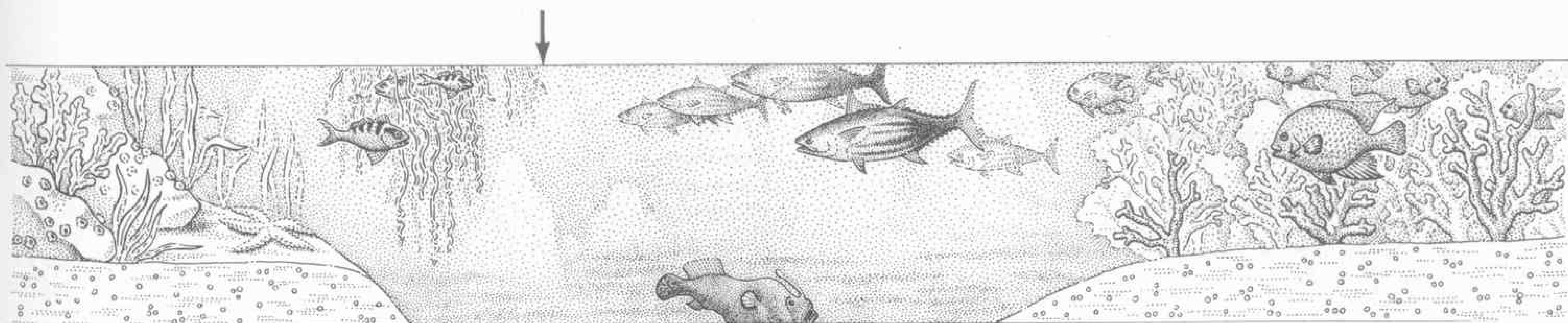
Aunque los dinoflagelados son eucariotas sin lugar a dudas, su organización nuclear es tan particular que han sido denominados mesocarióticos (es decir, entre los procariotas y eucariotas). El ADN de casi todos los demás eucariotas está organizado en fibrillas de 10 nm de anchura, formando complejos con proteínas de tipo histonas. Las fibrillas de ADN de los dinoflagelados, por otra parte, tienen solo 2,5 nm de anchura y se hallan unidas a pequeñas cantidades de una proteína básica especial, en lugar de las cuatro o cinco histonas más frecuentes. En este sentido, la cromatina de los dinoflagelados se halla organizada como la de las bacterias.

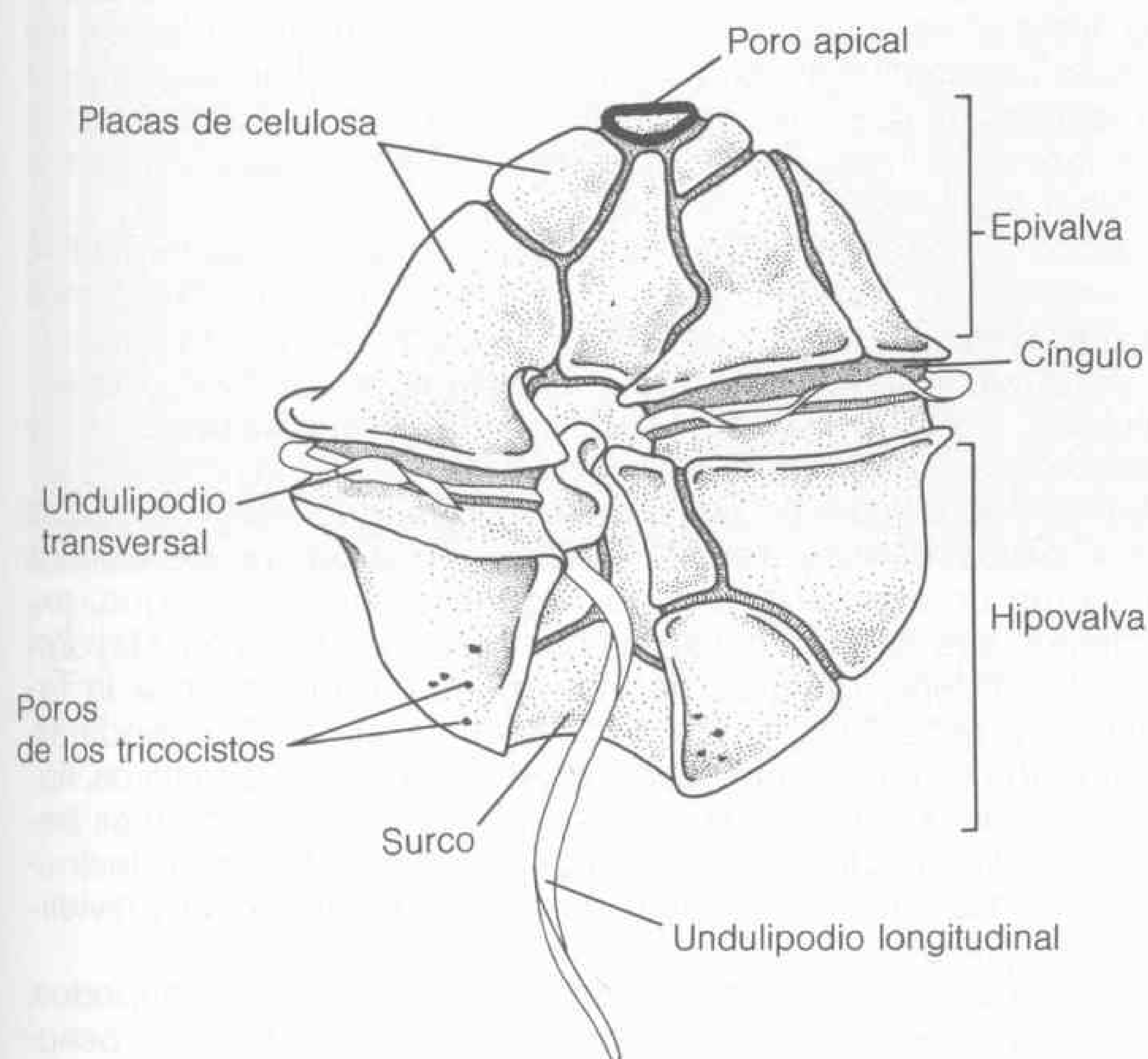


S

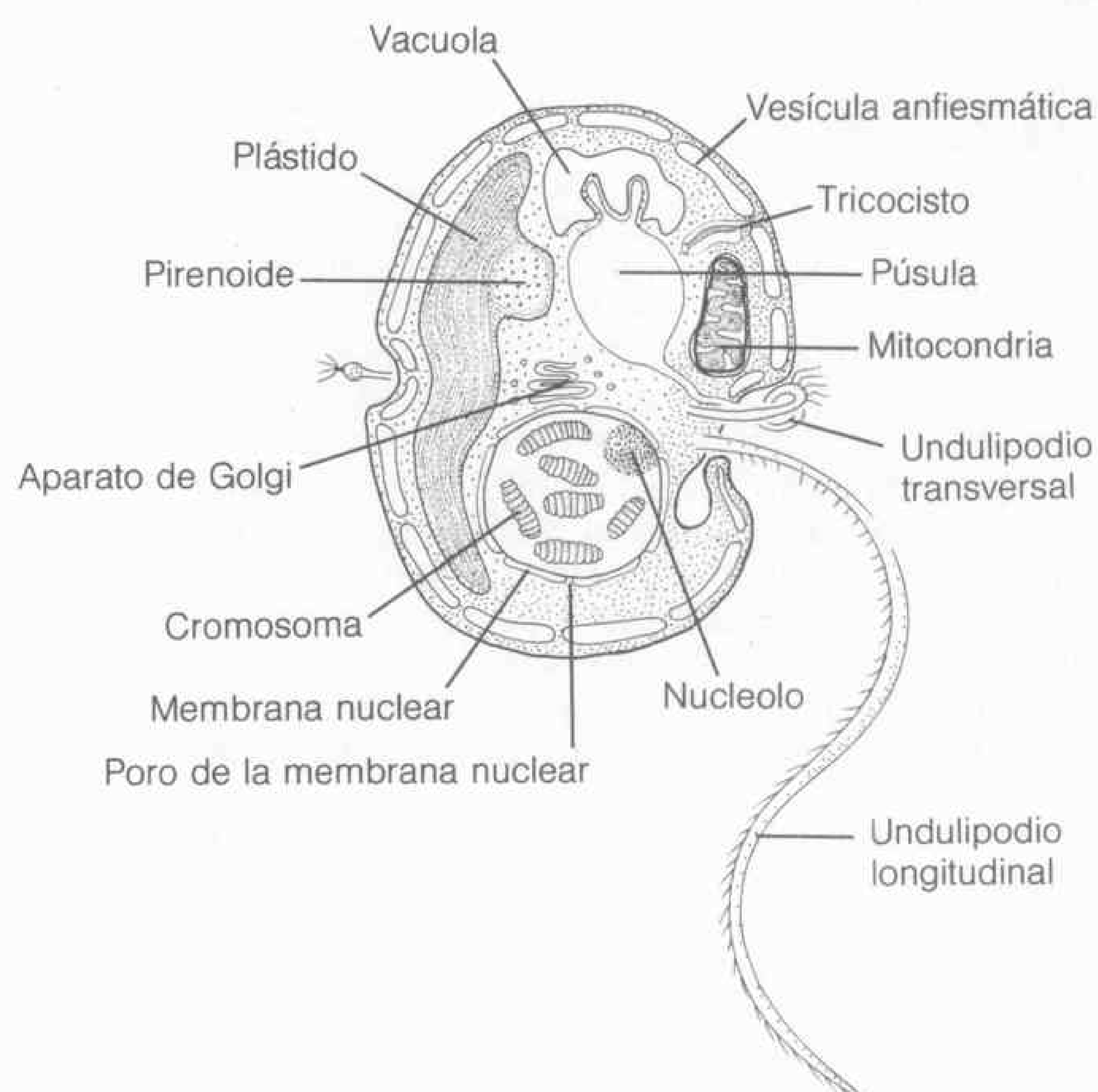
*Gonyaulax tamarensis,* un dinoflagelado del océano Pacífico. MEB, barra de referencia = 50 µm. [Fotografía por cortesía de F. J. R. Taylor; dibujos de R. Golder (vista exterior) y E. Hoffman (vista en sección transversal); información de L. Leoblich (vista exterior) y F. J. R. Taylor.]

En los dinoflagelados no existen las fases típicas de la mitosis (interfase, profase, metafase, anafase y telofase) y la cromatina se halla siempre condensada formando cromosomas, que a lo largo de todo su ciclo vital permanecen muy aparentes y se tiñen de forma brillante. Esto resulta particularmente extraño porque los estadios en que la cromatina se condensa en cromosomas en los animales y plantas son precisamente aquellos en que no actúa el genoma. Cuando la cromatina se condensa, no se sintetizan más proteínas ni más ARN. Sin embargo, los genes de la cromatina condensada de los dinoflagelados son, por el contrario, operativos, y los cromosomas siguen dirigiendo la síntesis de






VISTA EXTERIOR




SECCIÓN TRANSVERSAL

las macromoléculas. En algunas especies hay microtúbulos que penetran en el núcleo durante la división. Los centrómeros, que en las plantas y animales se hallan ligados directamente a los cromosomas, en los dinoflagelados están insertados en la membrana nuclear. La cromatina se segrega para formar células hijas según su anclaje en la membrana. El modo de división celular difiere mucho entre las diferentes especies de dinoflagelados, como si dentro del *phylum* la mitosis hubiera evolucionado a su aire. La mayoría de dinoflagelados no muestran evidencia de haber descubierto la sexualidad, aunque antes de la formación de quistes algunos se fusionan, lo que parece conllevar algún tipo de intercambio genético.

Los dinoflagelados han evolucionado hacia especializaciones muy singulares. *Protopsis, Warnowia* y *Nematodinium* tienen una mancha ocular que consiste en una capa de cuerpos sensibles a la luz conteniendo pigmentos carotenoides, cubiertos por una zona clara. La especie sedentaria *Erytropsidinium pavillardii* tiene un ocelo de considerable complejidad que aparentemente utiliza para detectar la aproximación de posibles presas. El ocelo se compone de una lente y una cámara llena de líquido, superpuestas a un receptáculo pigmentado sensible a la luz. La lente puede cambiar de forma, el receptáculo pigmentado puede variar libremente su posición respecto a la lente y el ocelo por entero puede sobresalir hacia fuera y dirigirse a distintos lados. Estudiando el desarrollo de *E. pavillardii* se deduce que este receptáculo pigmentado deriva de los cloroplastos.

Las tecas de muchos dinoflagelados son muy complejas. Cada una tiene un poro apical, una epiteca y una hipoteca (v. fig.). Muchos dinoflagelados forman asimismo quistes resistentes. Las histricosferas, objetos familiares a los micropaleontólogos son, en realidad, las tecas de dinoflagelados fósiles. El registro fósil de estos organismos se remonta, como mínimo, hasta principios del Cámbrico, e incluso hay alguna evidencia de su existencia anterior, a finales del Proterozoico.

# Pr-3 Rizópodos

Del griego, *rhiza*, raíz; *pous*, pie.

*Acanthamoeba*
*Amoeba*
*Arcella*
*Centropyxis*
*Chlorarachnion*
*Chrysarachnion*
*Difflugia*
*Entamoeba*
*Hartmannella*
*Hyalodiscus*
*Mayorella*
*Paramoeba*
*Thecamoeba*
*Xenophyophora*

---

Los organismos de este grupo son amebas unicelulares, tanto cubiertas por caparazones, o tecas, como sin ellos. Las amebas se hallan distribuidas por todo el mundo, en hábitats marinos o dulceacuícolas, y son también especialmente comunes en el suelo. Muchas de ellas son parásitas de animales y pasan de huésped en huésped, o del suelo o pienso al hospedante. Las amebas son unos de los protoctistas más simples. Se reproducen por división directa y dan dos células hijas de igual volumen. Todas son microscópicas, aunque algunas alcanzan un tamaño considerable (varios centenares de micras de longitud) aun tratándose de organismos unicelulares. Tal como se definen aquí, todas las amebas carecen de undulipodios en todos los estadios de su ciclo vital. También carecen de meiosis y de todo tipo de sexualidad. Se diferencian de los Carioblastos (Phylum Pr-1) por tener microtúbulos que forman el huso mitótico y gránulos de cromatina, que en algunas especies forman cromosomas. Los estadios de anafase y telofase han sido observados en las especies con cromosomas. La membrana nuclear persiste durante las fases de la división mitótica; en algunas amebas, la membrana nuclear no se disgrega en ningún momento de la división nuclear.

Aunque las amebas carecen de centriolos, de cuerpos basales o de undulipodios, exhiben varios tipos de motilidad. Se reconocen por la formación de pseudópodos (pies falsos) que son prolongaciones citoplasmáticas que se usan para la locomoción y para rodear y absorber partículas alimenticias. En algunos estudios realizados, se ha demostrado una asociación entre una proteína (la actinomiosina, actina no muscular) y los movimientos pseudopodiales. Estos movimientos se han relacionado con variaciones en la concentración del ion calcio ($Ca^{2+}$).

Este *phylum* contiene cinco clases: clase Tubulinas, clase Tecinas, clase Flabellinas, clase Conopodinas y clase Acanthopodinas.

Las amebas tubulinas son uninucleadas, cilíndricas y sin tecas. Se agrupan en tres familias: familia Ameboideas, que incluye la famosa *Amoeba proteus,* y cuyos miembro tienen tendencia a ser polipodiales (tienen varios pseudópodos simultáneos, que utilizan para desplazarse y alimentarse); familia Hartmanelideas, que contiene a amebas monopodiales (sólo forman un pseudópodo) y que producen quistes de resistencia; éstos contienen una célula binucleada y son tolerantes a la desecación; y familia Entameboideas, de organismos también monopodiales. Su nucleolo, que contiene los precursores ribosómicos, se organiza en uno o varios corpúsculos llamados endosomas. Las amebas son probablemente el *phylum* más antiguo que tiene endosomas, los cuales también se encuentran en los núcleos de otros protoctistas (como los euglenoides, Phylum Pr-6). El hecho de que las entameboideas formen quistes es de gran importancia puesto que casi todos los miembros de esta familia son parásitos. Algunos, como *Entamoeba histolytica,* son los responsables de la disentería amébica. Al ser ingeridas en forma enquistada, pueden resistir los procesos digestivos del animal hospedador. Los núcleos de la ameba se pueden dividir dentro del quiste, sin división concomitante del citoplasma, lo que conduce a quistes con células de 4, 8 o incluso más núcleos. Estos quistes pueden germinar en el tracto digestivo de los animales o pasar a transmitirse por las heces.

Las amebas tecinas parecen rodar sobre su rugosa superficie al desplazarse. Forman un grupo un tanto confuso de formas de vida libre y presentan varios modelos de división mitótica.

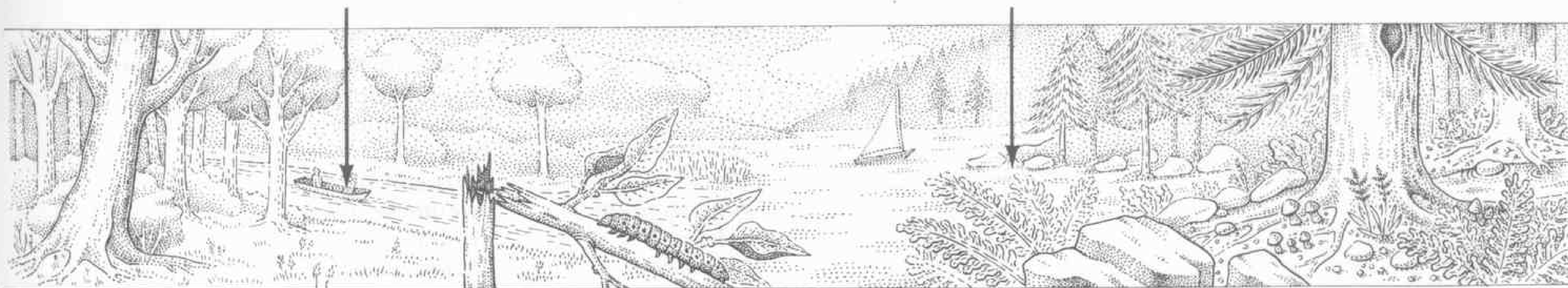
Las amebas flabelinas producen pseudópodos de forma espatulada, a los que parece afluir el citoplasma. Algunas, como *Hyalodiscus,* tienen forma abanicada.

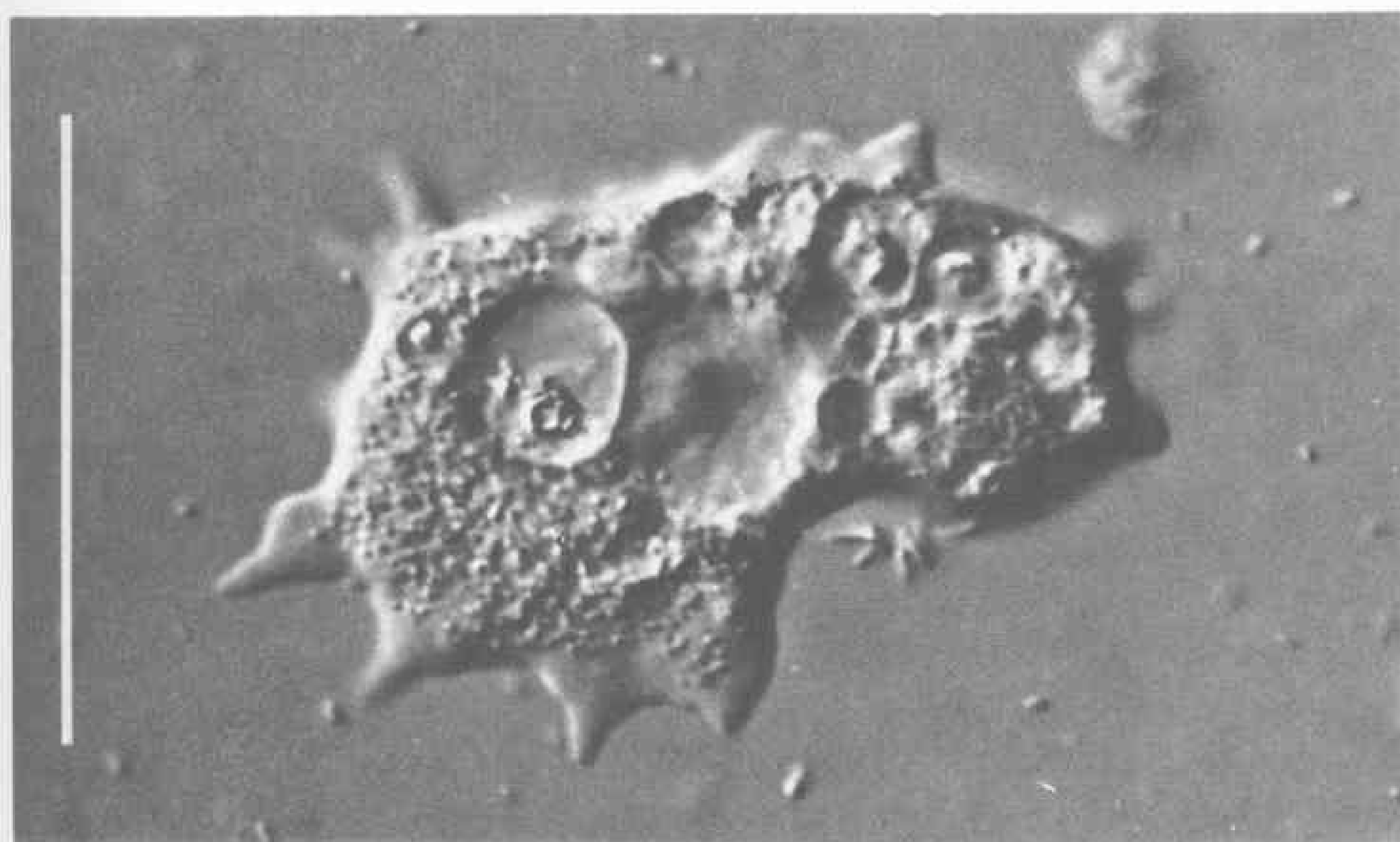
Las amebas conopodinas tienen prolongaciones parecidas a los dedos de una mano. Cuando se mueven, las células adquieren un aspecto alargado. Algunas flotan en el agua, extendiendo sus largos y delgados pseudópodos radiales *Mayorella* y *Paramoeba,* géneros de vida marina, pertenecen a la familia Parameboideas, única familia en la clase Conopodinas. *Paramoeba eilhardi* contiene dos corpúsculos muy distintivos, llamados *nebenkörpen,** que son agrupaciones de simbiontes benignos de tipo bacteriano. *P. eilhardi* puede ser atacada y destruida por ciertas bacterias marinas que sólo pueden crecer y dividirse en su núcleo.

Las amebas acantopodinas tienen finísimos subpseudópodos, es decir, pequeñas prolongaciones que surgen de cada pseudópodo. En conjunto, la célula puede tener forma de disco. Una ameba perteneciente a esta clase, *Acanthamoeba,* produce un quiste poliédrico o biconvexo que tiene una pared celulósica. Las amebas espinosas (equinoamoebas son miembros de este grupo. Tienen pseudópodos con terminaciones finísimas, parecidas a espinas, y al avanzar la célula se aplana ligeramente.

Aunque las amebas sin teca cambian constantemente de forma, el margen de cambio que puede alcanzar cada una viene limitado genéticamente y depende de la especie. Se considera que existe una correspondencia entre las especies con caparazón y las que no lo tienen, siendo aquéllas una derivación de las amebas desnudas. Para construir sus tecas, las amebas aglutinan granos de arena, pequeñas partículas de carbonato y otros detritus orgánicos, según sea el material que encuentren a su disposición. Algunas de estas tecas, como las de *Arcella* son lo bastante distintivas como para ser reconocidas como fósiles. Así pues, gracias a estas tecas, el registro fósil de los Rizópodos se remonta hasta la era Paleozoica. También algunos microfósiles anteriores al Fanerozoico, llamados acritarcos han sido interpretados como tecas de amebas.

* En alemán en el original.





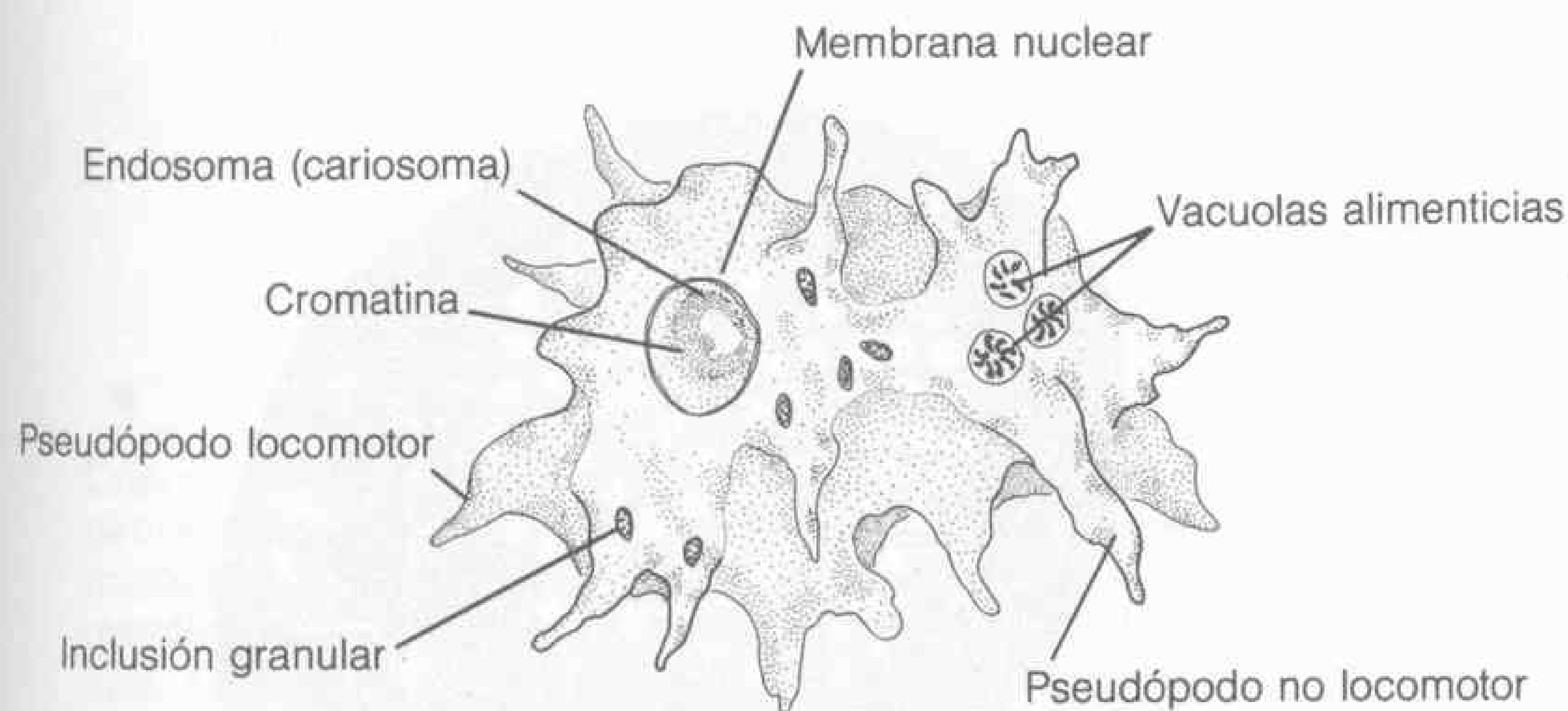


**A** Un ejemplar vivo de una ameba desnuda del océano Atlántico, *Mayorella penardi.* MO (microscopia de contraste), barra de referencia = 50 µm. (Cortesía de F. C. Page, *An illustrated key to freshwater and soil amoebae,* Scient. Publ. Freshwat. Biol. Ass., núm. 34, 1976.)

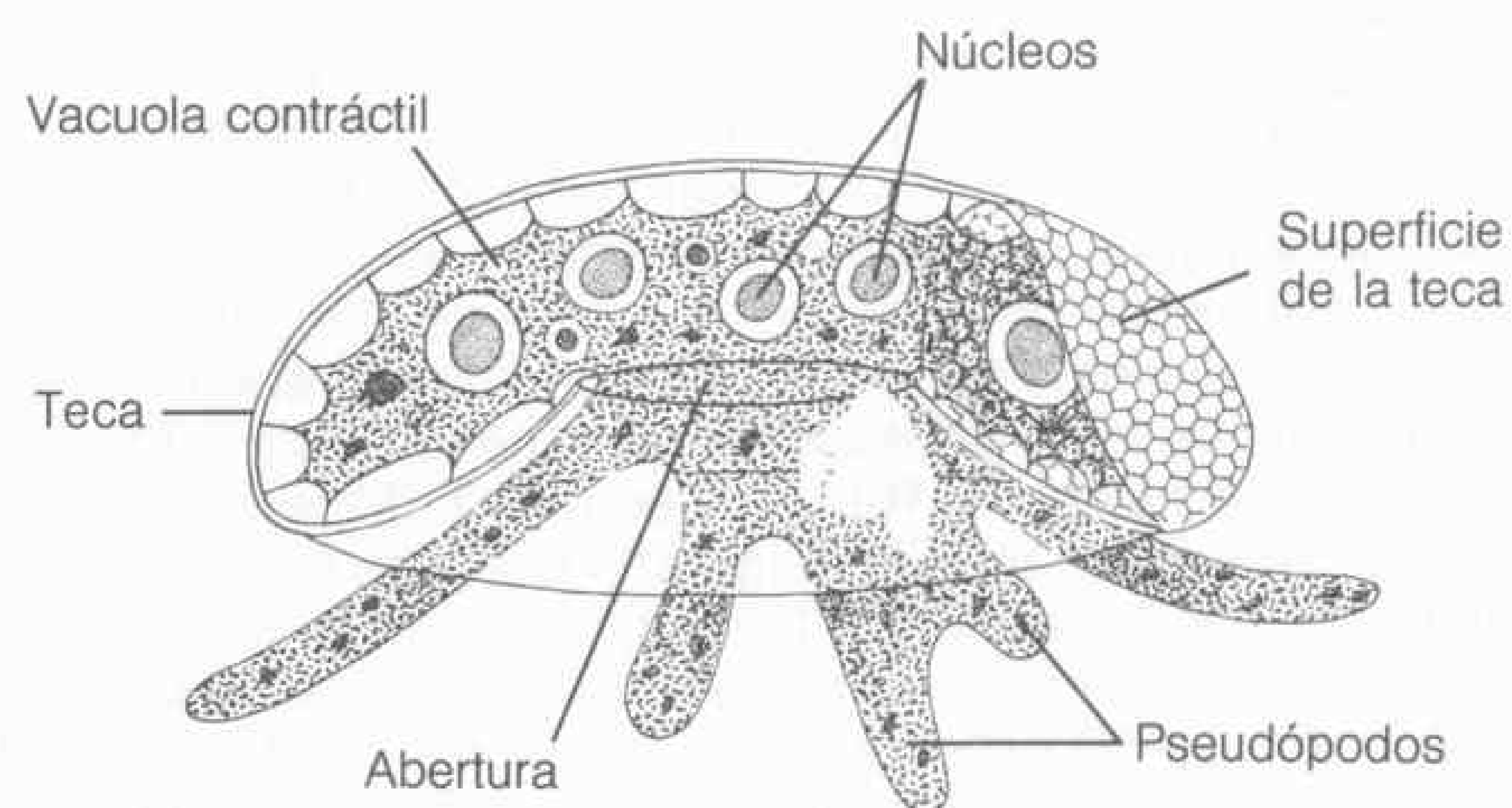




**B** Dos tecas vacías de la ameba de agua dulce *Arcella polypora.* MO, barra de referencia=100 µm. (Cortesía de F. C. Page.)




**C** Estructura de *Mayorella penardi* tal como se muestra en la fotografía superior. (Dibujo de E. Hoffman.)




**D** Estructura de *Arcella polypora,* vista en sección transversal. (Dibujo de R. Golder.)

# Pr-4 Crisófitos

Del griego, *chrysos*, dorado; *phyton*, planta.

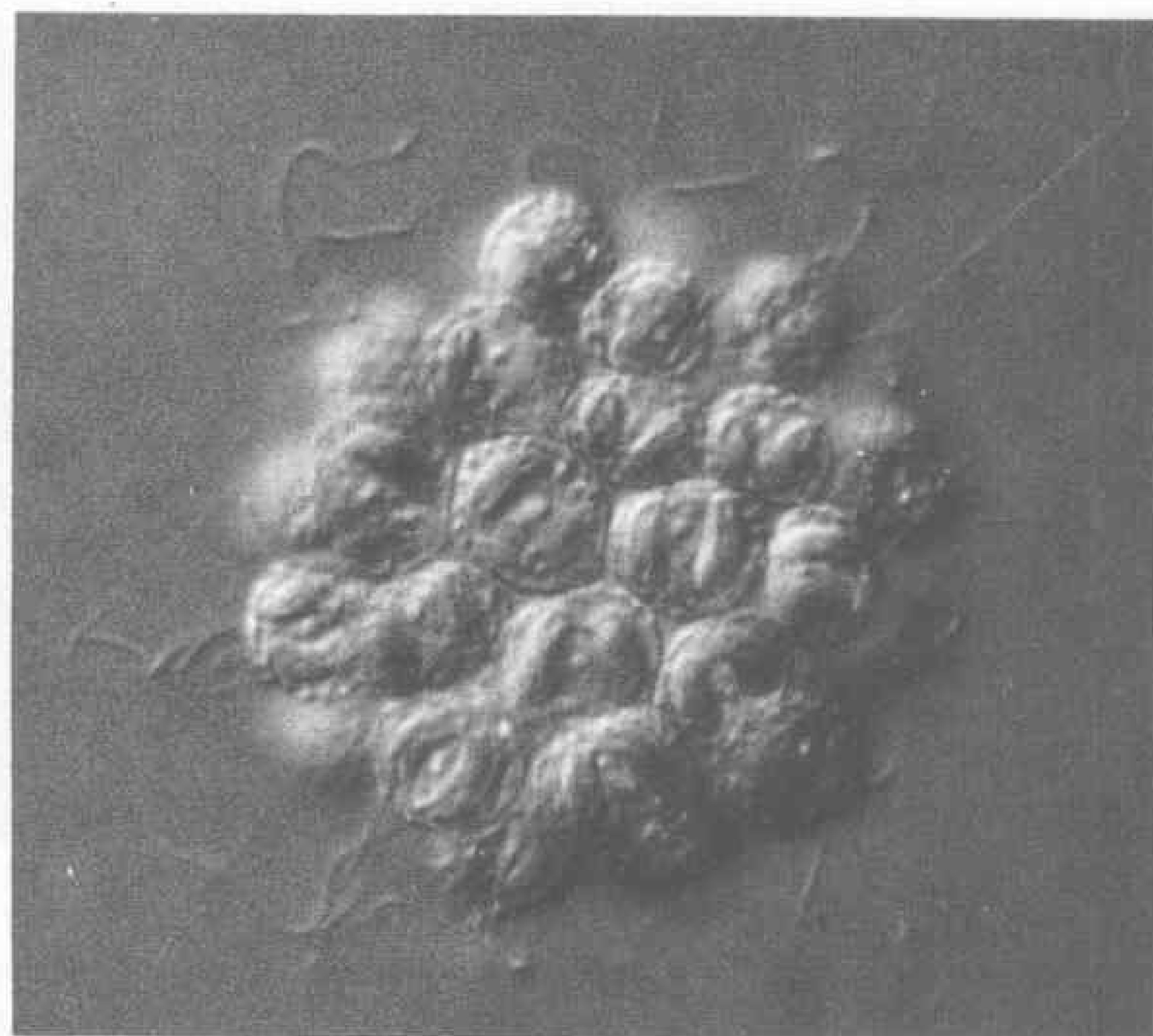
*Chromulina*
*Chrysobotrys*
*Chrysocapsa*
*Dinobryon*
*Echinochrysis*
*Epipyxis*
*Gonyostomum*
*Hydrurus*
*Mallomonas*
*Monas*
*Nematochrysis*
*Ochromonas*
*Phaeothamnion*
*Raphidomonas*
*Reckertia*
*Rhizochrysis*
*Sarcinochrysis*
*Synura*
*Thallochrysis*
*Thaumatomastix*
*Trentonia*
*Vacuolaria*

Los crisófitos constituyen un extenso y complicado grupo de algas cuyos plástidos contienen pigmentos amarillo-dorados. Son organismos heterocontos (en alguna de las fases de su ciclo vital, sus células tienen dos undulipodios de longitud desigual e inserción apical; véase Phylum Pr-9, Xantófitos, para una discusión más extensa de otros grupos heterocontos). Los crisófitos son frecuentes en los hábitats dulceacuícolas de las zonas templadas, como son los lagos y estanques. A excepción de un grupo ampliamente distribuido en el plancton marino, los silicoflagelados, la mayoría no son marinos. Entre los *phyla* de protoctistas principalmente unicelulares (del Pr-1 al Pr-11), los crisófitos son los que muestran una mayor tendencia a la formación de colonias multicelulares. Morfológicamente son incluso más diversos que las algas verdes (Phylum Pr-15, Clorófitos). Algunos de los crisófitos forman largas colonias ramificadas. De todos modos, por complejas que éstas puedan llegar a ser, las células conservan siempre sus plástidos dorados y su ultraestructura característica, lo cual permite su inequívoca identificación como crisófitos.

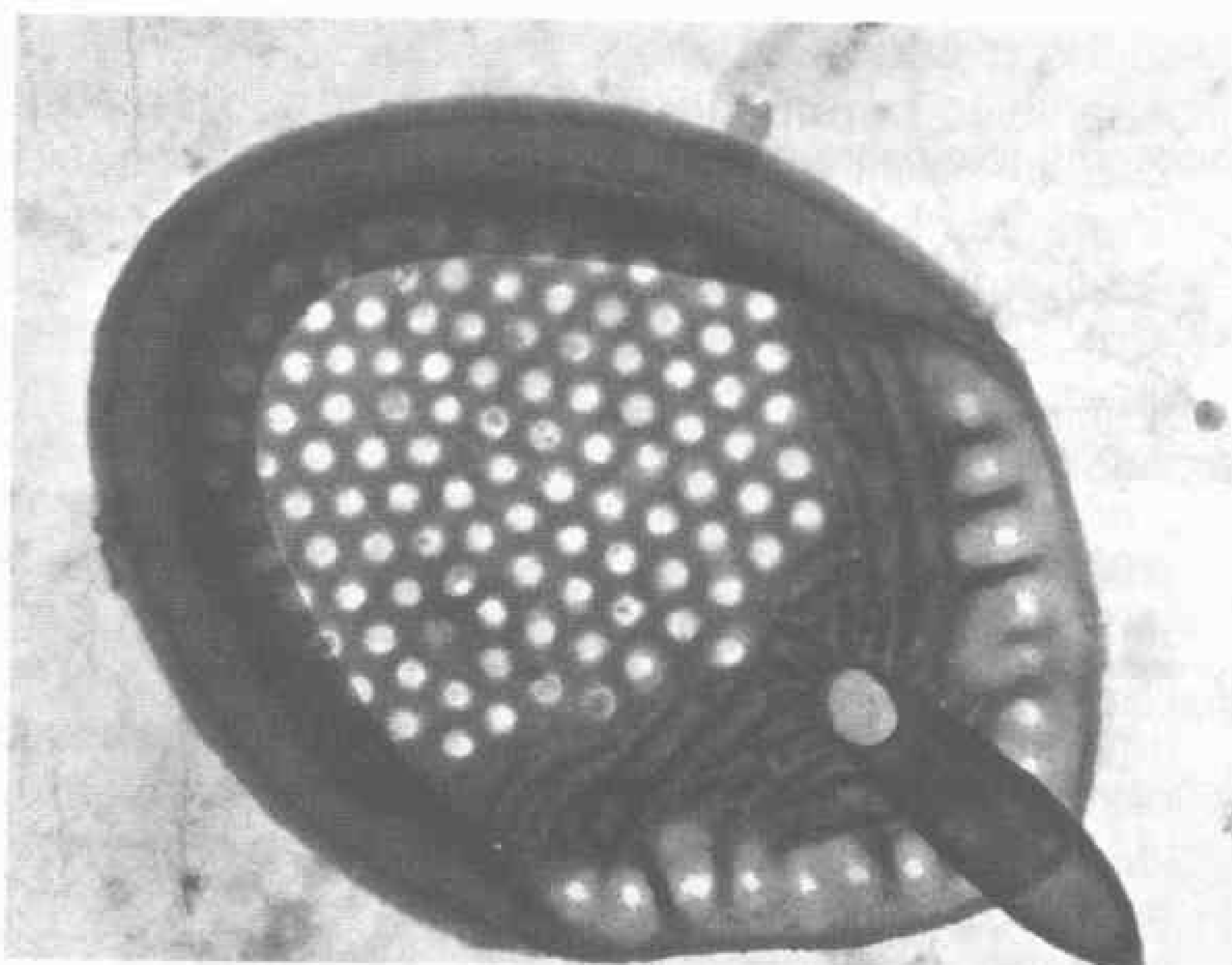
Los crisófitos carecen de células gaméticas germinativas. Ni estadios sexuales ni meiosis han sido descritos de modo fiable. En cambio, producen zoosporas heterocontas que se propagan para formar nuevas colonias. Otro modo de reproducción alternativo consiste en la división de una colonia en dos o más colonias hijas, las cuales pueden contener centenares o miles de células. Las colonias hijas se separan y se alejan hasta que encuentran un lugar apropiado para establecerse. Las olas y otras perturbaciones mecánicas del agua favorecen aparentemente este modo de desarrollo.

Los crisófitos interactúan frecuentemente con los minerales, especialmente con la sílice y el hierro. En particular, los silicoflagelados del plancton marino forman tecas o caparazones con la sílice extraída del agua del mar. Estas tecas muestran complejos dibujos, a menudo de gran belleza, que se pueden usar para distinguir los distintos géneros. La capacidad de absorción de la sílice disuelta de los crisófitos y las diatomeas (Phylum Pr-11), los actinópodos (Phylum Pr-16) y las esponjas (Phylum A-2), hace que este compuesto se mantenga en las capas superficiales del océano en concentraciones tan bajas que son químicamente indetectables. El proceso por el que los silicoflagelados convierten la sílice disuelta en el agua en sus elaborados caparazones no se conoce con detalle, debido principalmente a la dificultad de capturar vivos a los organismos y a los problemas que su cultivo en el laboratorio plantea. Algunas tecas se han conservado como fósiles. Gracias a estos fósiles, los crisófitos se sitúan en tiempos tan lejanos como el Paleozoico, hace cerca de 500 millones de años.

Los crisófitos de agua dulce se clasifican en tres clases: clase Crisomonadales, clase Crisoferales y clase Crisotricales. En la bibliografía tradicional, estos grupos se consideran como órdenes, pero en esta obra se han considerado como clases.

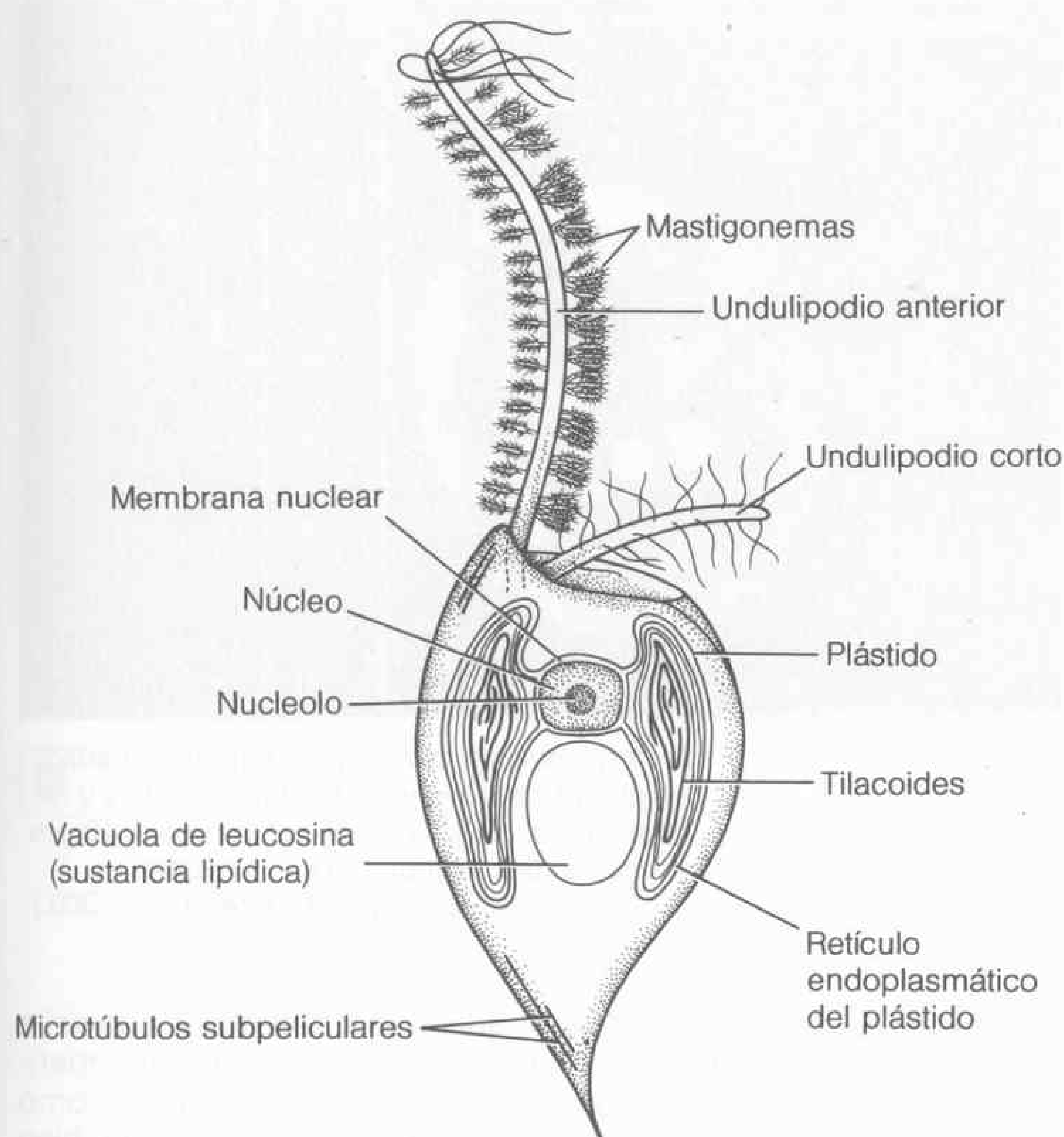


**A** *Synura* sp., un crisófito colonial de agua dulce hallado en Massachusetts. MO; cada célula tiene unos 18 µm de diámetro. (Cortesía de S. Golubic y S. Honjo.)



**B** Una escama superficial silícica de un miembro de la colonia mostrada en la fotografía A. MEB; la escama mide aproximadamente 1 µm de longitud. (Cortesía de S. Golubic y S. Honjo.)






**C** Esquema del crisófito unicelular de agua dulce *Ochromonas danica;* la ultraestructura de las células de *Ochromonas* y las de las células individuales de *Synura* son muy semejantes. (Dibujo de M. Lowe.)

La clase Crisomonadales contiene dos órdenes: orden Crisomonadinos, principalmente formas unicelulares y sus descendientes directos; y orden Crisocapsinos, con organismos multicelulares que forman compactas colonias esféricas o laxamente ramificadas. Los géneros *Synura, Chromulina, Mallomonas, Ochromonas, Chrysobotrys, Monas, Rhizocrysis,* y *Dinobryon* son conocidos miembros del orden Crisomonadinos. Cada uno de estos géneros es representante de un amplio grupo, normalmente considerado como una familia (por ejemplo, la familia Sinuraceas). En cada familia se encuentran géneros unicelulares y géneros coloniales que guardan una estrecha relación con los organismos unicelulares. Aparentemente, la transición evolutiva de la organización unicelular a la multicelular ocurrió varias veces independientemente en el orden Crisomonadinos.

La clase Crisomonadales contiene varias especies que forman complejas colonias esféricas bien diferenciadas y liberan zoosporas heterocontas.

La clase Crisotricales incluye *Nematochrys, Thallochrysis* y *Phaeothamnion,* entre otras especies. Los miembros de esta clase muestran todo tipo de variaciones sobre el tema de la estructura filamentosa. Algunos géneros están compuestos por algas que forman largos filamentos entrelazados, pero tras una observación más detallada se evidencia que cada compartimento de un filamento es una típica célula crisofícea. Otros forman fláccidas estructuras ramificadas que recuerdan a las cianobacterias ramificadas (Phylum M-7), a las algas clorofíceas (Phylum Pr-15) o a las algas xantofíceas (Phylum Pr-9). Parece claro que este tipo de organización ramificada evolucionó repetidamente y de modo independiente en los distintos grupos de microbios.

Los crisófitos de agua dulce que han de sobrevivir al frio invernal o la desecación forman normalmente unas estructuras llamadas estatocistos, en los que la membrana celulósica de la célula se cubre de sílice endógena, formando un caparazón exterior, que a menudo se halla recubierto por incrustaciones de minerales de hierro. En el interior del estatocisto se ven frecuentemente dos manifiestos gránulos de una sustancia lipídica de reserva, llamada crisolaminarina o leucosina. En la parte superior del estatocisto hay un poro, generalmente rodeado por un collar cónico relleno de un material que se disuelve cuando ha de emerger un nuevo crisófito ameboide. Las paredes celulares pueden tener un grosor desigual. Algunos quistes de crisófitos se han conservado lo suficiente como para ser identificados por los micropaleontólogos; otros, sin embargo, deben hallarse entre los acritarcos de antes del Fanerozoico, grupo de microfósiles muy difíciles de identificar.

Existe un grupo de algas unicelulares de gran tamaño que, como los crisófitos, contienen plástidos con clorofila *a* y *c,* y que reciben el confusivo nombre de Cloromónadas. Los organismos de este grupo, moradores de lagos, mares y fondos rocosos, no tienen nada en común con las algas verdes (clorofíceas) y deberían tener la categoría de *phylum.* Una mejor denominación para el grupo sería Rafidomónadas, en relación al nombre del género *Raphidomonas.* Estas algas tienen dos undulipodios, de inserción apical, uno de ellos orientado hacia adelante y el otro hacia atrás. *Vacuolaria virescens* es un organismo ovoide o de forma de pera que da lugar a quistes esféricos con una gruesa envoltura mucilaginosa.

Los miembros del grupo de las *Raphidomonas* tienen, al igual que los crisófitos típicos, unos núcleos de gran tamaño en el extremo apical de la célula, y almacenan reservas en forma lipídica. *Thaumatomastix* y *Reckertia* son géneros sin coloración, que carecen de plástidos pero que tienen una organización celular como *Raphidomonas.* El grupo se halla arbitrariamente clasificado con los crisófitos en espera de más información.

# Pr-5 Haptófitos

## (Algas cocolitoforales)

Del griego, *haptein*, atar, ligar; *phyton*, planta.

*Calcidiscus*
*Calciosolenia*
*Calyptrosphaera*
*Chrysochromulina*
*Coccolithus*
*Discosphaera*
*Emiliania*
*Gephyrocapsa*
*Hymenomonas*
*Pontosphaera*
*Prymnesium*
*Rhabdosphaera*
*Syracosphaera*

---

Estas diminutas algas de color dorado fueron consideradas, como en el caso del elefante de la fábula, como dos tipos distintos de organismos: algas planctónicas del grupo Crisófitos (Phylum Pr-4) por un lado, y algas cocolitoforales por el otro. Los cocolitos son unas microscópicas estructuras esféricas de carbonato cálcico muy familiares para los paleontólogos. Las algas cocolitoforales son los microorganismos planctónicos que los producen y se revisten con ellos a modo de cobertura protectora. En las últimas décadas, y gracias a los estudios sobre su desarrollo y ultraestructura, se han unificado los dos puntos de vista: las algas de color dorado parecidas a crisófitos (fotografía A) y las algas cocolitoforales (fotografía B) son distintos estadios del ciclo vital de los mismos organismos.

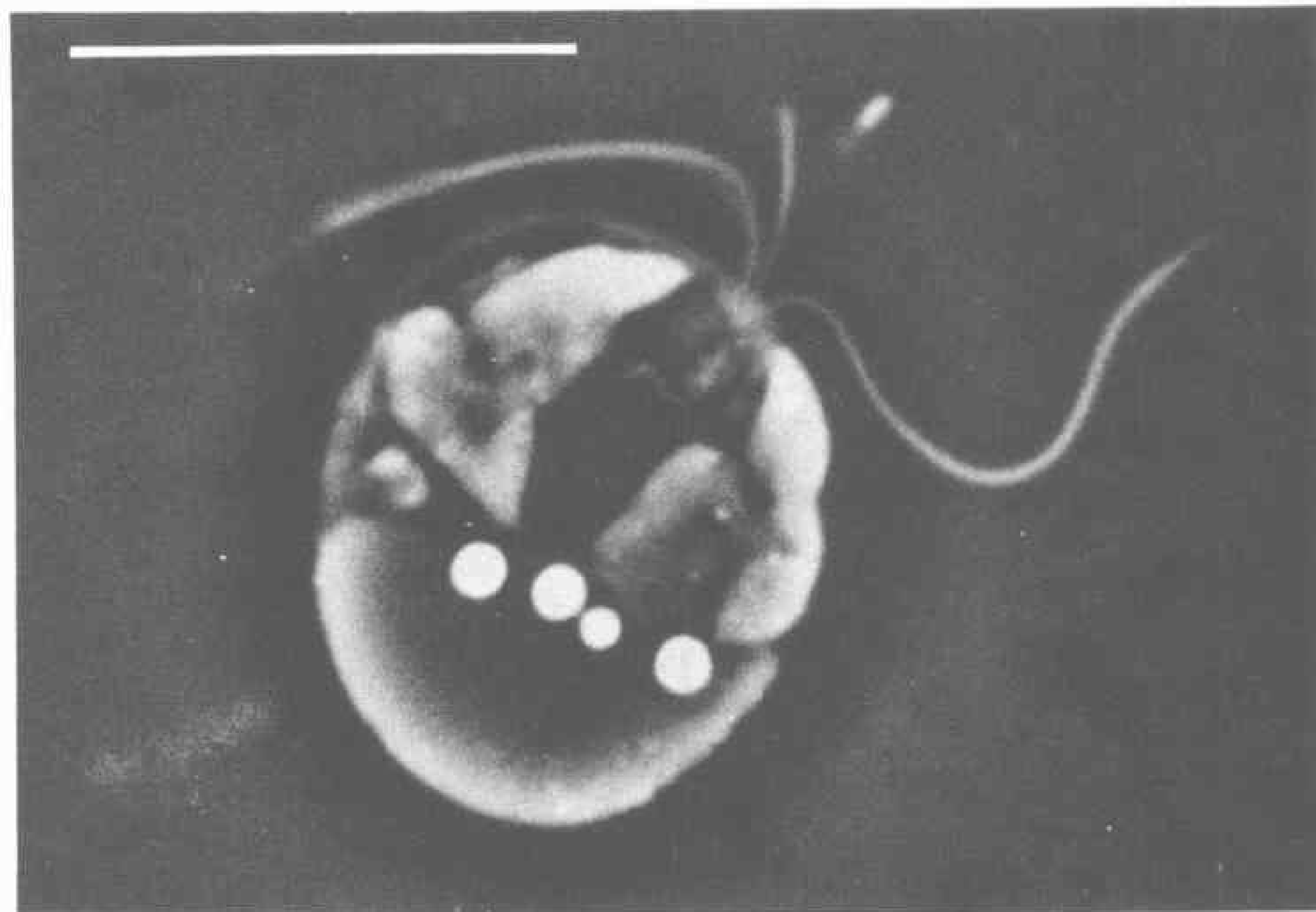
Los haptófitos son generalmente organismos marinos, aunque también se conocen algunos géneros de agua dulce. A pesar de tener plastos amarillodorados, su estructura celular se diferencia en grado suficiente de la de los crisófitos como para justificar su inclusión en un *phylum* distinto. A diferencia de los crisófitos, los haptófitos no tienen ninguna inclinación a formar grupos multicelulares. No se conocen estadios sexuales.

Los haptófitos se distinguen por su haptonema, sus escamas y sus cocolitos. El haptonema es un filamento, a menudo enrollado en espiral, que puede servir como punto de anclaje cuando el protista nadador pasa a convertirse en una forma fija y estable. Cada célula tiene un haptonema, generalmente en el extremo apical. El haptonema, como los undulipodios, se deriva de una estructura del tipo de los cuerpos basales, y en sección transversal tiene una estructura microtubular: seis pares de microtúbulos (de 24 nm de diámetro) se disponen en un círculo cuyo centro puede estar ocupado por un único microtúbulo, aunque también puede ocurrir que no haya ninguno. Así pues, el haptonema es evidentemente una modificación especializada del típico undulipodio 9+2 (v. fig. 2 en la introducción). En el extremo apical de la célula, juntamente con el haptonema, se encuentran dos undulipodios y, generalmente, también un aparato de Golgi.

Tras el paso del estadio de vida libre al de vida fija (estadio cocolitoforal), se desarrollan una serie de escamas y cocolitos en el interior de la célula. Su proceso de formación consiste en la precipitación de cristales de carbonato cálcico sobre unas manifiestas placas compuestas por polímeros orgánicos, las cuales se han formado en el interior del aparato de Golgi. Las escamas y cocolitos producidos muestran intrincados dibujos que son específicos de cada especie. Los cocolitos así formados son transportados hasta la periferia de la célula por medio de procesos regulados por microtúbulos, y son depositados, a veces con una regularidad exquisita, en la superficie de la célula. Los estadios cocolitoforales son muy resistentes y permiten una mayor tolerancia en unas condiciones que serían prohibitivas para los haptófitos de vida libre.

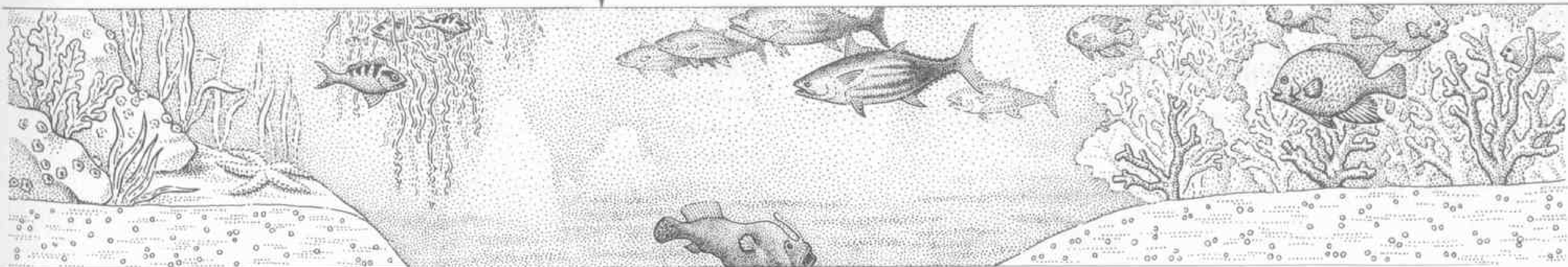
Las algas cocolitoforales han producido continuamente, durante unos 100 millones de años (desde el Cretácico), grandes cantidades de carbonato cálcico particulado, contribuyendo así a la formación de los depósitos carbonatados de los fondos marinos de todo el mundo. Los cocolitos pueden usarse como marcadores estratigráficos, ya que tienen características bien distintivas. Los geólogos han estudiado varios centenares de morfotipos, o especies fósiles. Así pues, se conoce mejor la morfología de los fósiles que la de las formas actuales. Para muchas especies, aún no se ha establecido una correlación entre las fases haptonémica y cocolitoforal. Falta aún mucho esfuerzo de investigación para conocer su ciclo vital completo y poder relacionar la biología de los haptófitos vivos con el desarrollo de las placas esqueléticas de carbonato cálcico.

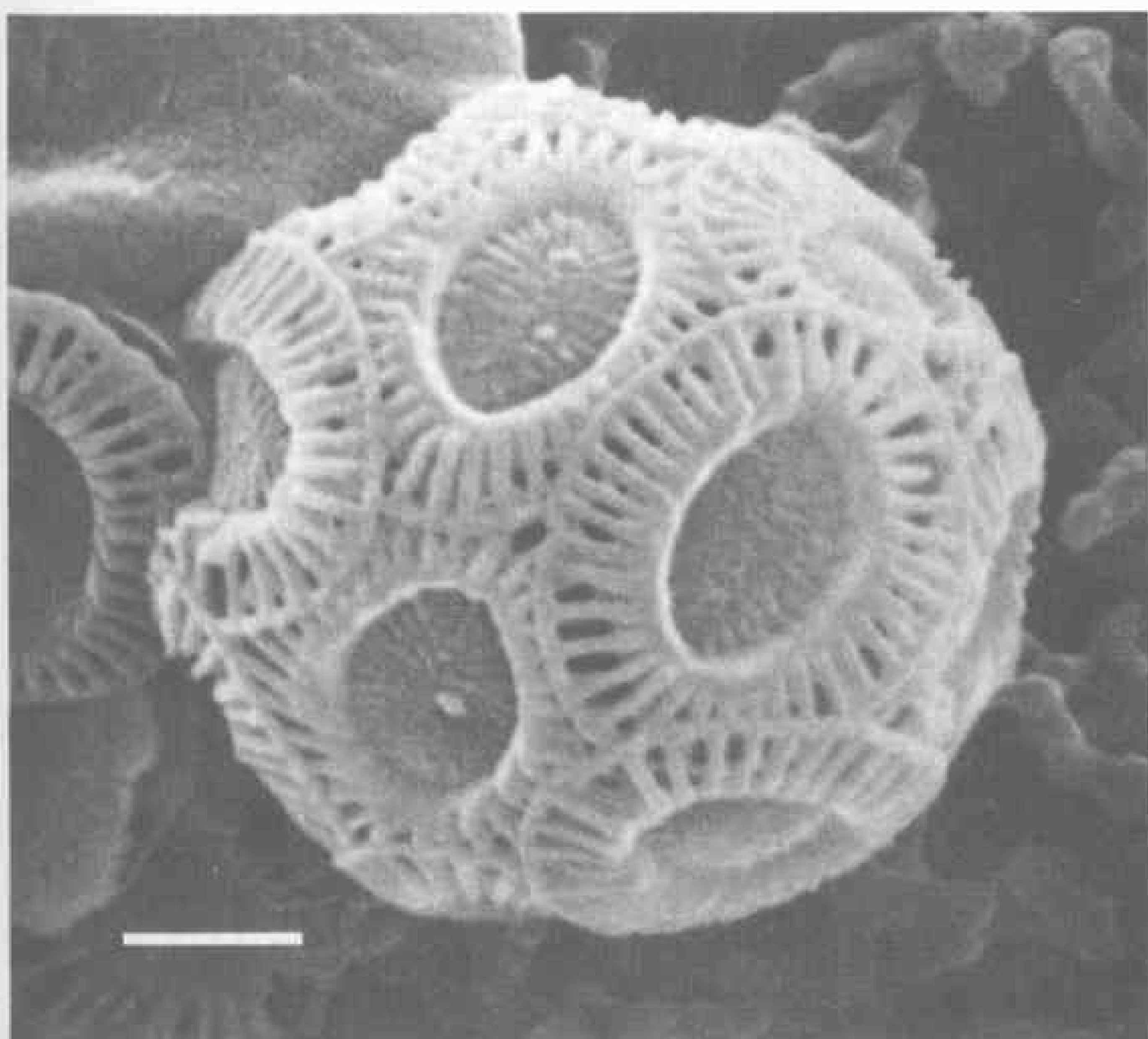
Típicamente, los haptófitos tienen dos plástidos amarillodorados (crisoplastos) rodeados por un retículo endoplasmático que se prolonga alrededor de la membrana nuclear. Los plástidos contienen clorofila *b* y *e*. Además del ß-caroteno tienen α y γ-caroteno. Contienen fucoxantina, un isoprenoide oxidado que se encuentra también en las algas pardas (Phylum Pr-12) y las diatomeas (Phylum Pr-11). Probablemente, este compuesto es el principal responsable de su color pardoamarillo. No almacenan almidón. En su lugar, y como las algas euglenoides, forman un polímero glucósico con enlaces tipo ß-1-3 entre monosacáridos. Este material de reserva recibe el nombre de paramilo y se almacena en el interior de pirenoides contenidos en los tilacoides de los plástidos.





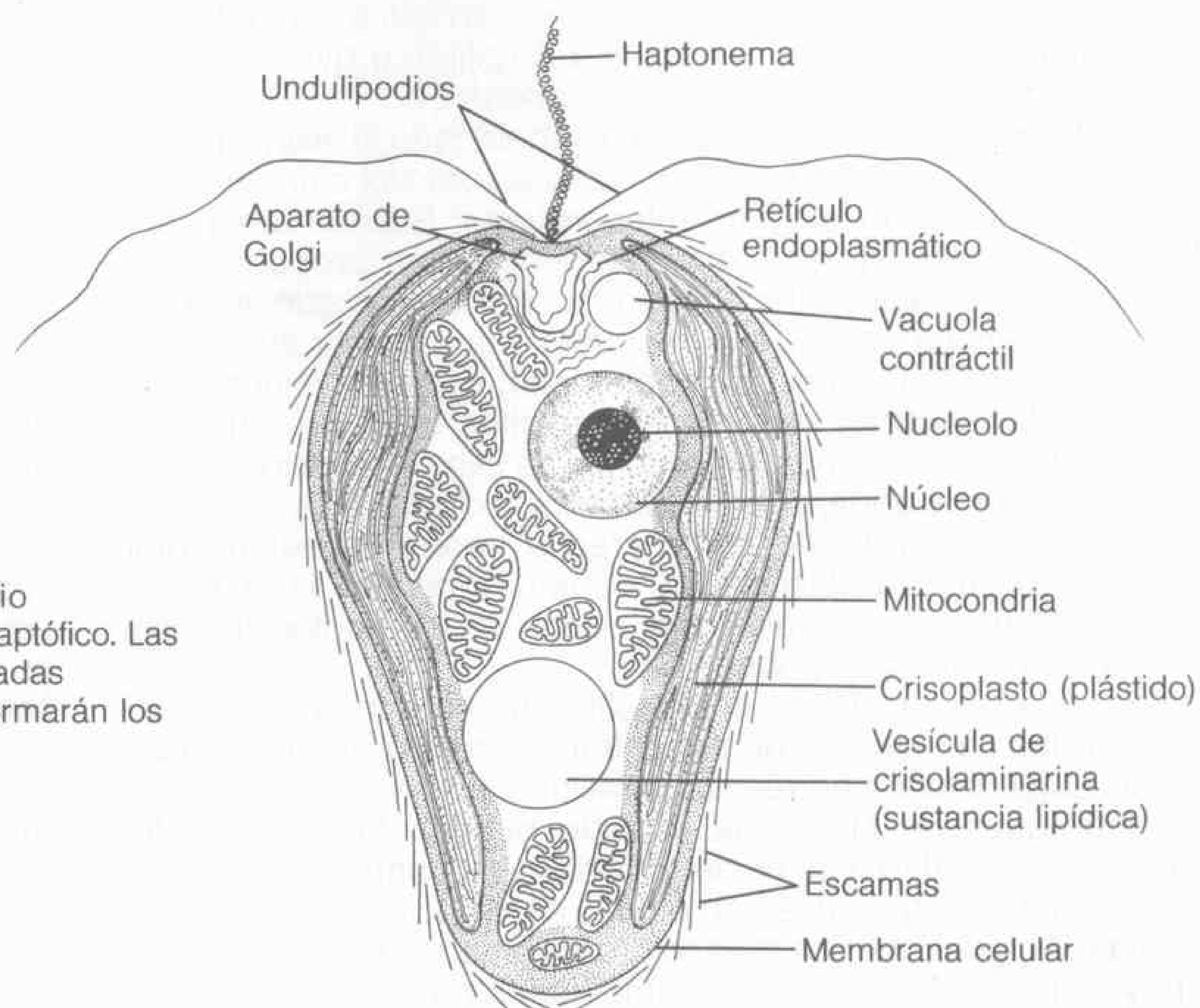
**A** *Prymnesium parvum*, un haptófito marino en el que se observan dos undulipodios y un haptonema. MO, barra de referencia = 10 µm. [Cortesía de I. Manton y G. F. Leedale, *Archiv für Microbiologie*, 45 (1963), 285-303.]





**B** *Emiliana huxleyi,* una alga cocolitoforal del Atlántico. El hecho de que las algas cocolitoforales son unos estados de reposo de los haptófitos no fue conocido hasta esta última década. MEB, barra de referencia = 1 µm (Cortesía de S. Honjo.)




**C** *Prymnesium parvum,* el estadio haptonémico de vida libre de un haptófico. Las escamas superficiales aquí mostradas no son las mismas que las que formarán los cocolitos. (Dibujo de R. Golder.)

# Pr-6 Euglenófitos

## (Flagelados euglenoides)

Del griego, *eu*, verdadero; *glene*, globo ocular; *phyton*, planta.

*Astasia*
*Colacium*
*Dinema*
*Distigma*
*Euglena*
*Heteronema*
*Peranema*
*Phacus*
*Trachelomonas*

---

Aunque la mayoría de flagelados euglenoides son unicelulares y viven en aguas dulces estancadas, hay algunas especies marinas, y otras coloniales o parásitas. Se han descrito unas 800 especies de euglenófitos. La mayor parte de ellos son fotosintéticos, pero algunos carecen de cloroplastos y, por tanto, se hallan limitados a la heterotrofia. En algunas circunstancias, los euglenófitos fotosintéticos ingieren incluso alimento disuelto o particulado.

Algunos sistemas de clasificación sitúan a los flagelados euglenófitos entre las algas verdes (Phylum Pr-15, Clorófitos), debido a que la mayoría tienen cloroplastos de un color verdehierba. No obstante, se distinguen de ellos en muchos aspectos, difiriendo incluso en los pigmentos de sus cloroplastos. Al igual que los clorófitos y las plantas, los plástidos de los euglenófitos contienen únicamente clorofilas *a* y *b*. También contienen ß-caroteno y los siguientes derivados carotenoides: aloxantina, anteraxantina, astaxantina, cantoxantina, diadinoxantina, diatoxantina, equinenona, neoxantina y zeaxantina. Alguno de ellos, como la diadinoxantina y la diatoxantina, no se encuentran en los clorófitos y las plantas. A diferencia de los clorófitos y las plantas, los euglenófitos carecen de paredes celulósicas rígidas, y en su lugar tienen unas finas películas compuestas de proteína, que manifiestan finos dibujos. Estas envolturas son generalmente muy flexibles, de modo que, normalmente, los euglenófitos pueden cambiar de forma con facilidad. A diferencia de los clorófitos y plantas, no almacenan almidón, sino paramilo, un polímero glucósido con enlaces de tipo ß-1-3 entre monosacáridos.

Con frecuencia, las euglenas han ejemplificado el dilema planta-animal. Pueden ingerir alimento y moverse gracias a un undulipodio mastigonemado dirigido anteriormente. Pueden tener también otro flagelo, llamado «preemergente», que probablemente contribuye, mediante la transmisión de señales procedentes de la cercana mancha ocular, a la respuesta de estos organismos a la luz. En clasificaciones que contemplan sólo dos reinos, estas características hacen que los euglenófitos sean considerados como animales. Sin embargo, muchos de ellos viven fotosintéticamente a base de agua, energía lumínica, oxígeno, $CO_2$ y vitamina $B_{12}$, y por ello han sido considerados tradicionalmente como plantas. En nuestra clasificación no son ni plantas ni animales, sino protoctistas, los cuales son, desde varios puntos de vista, diferentes de ambos reinos.

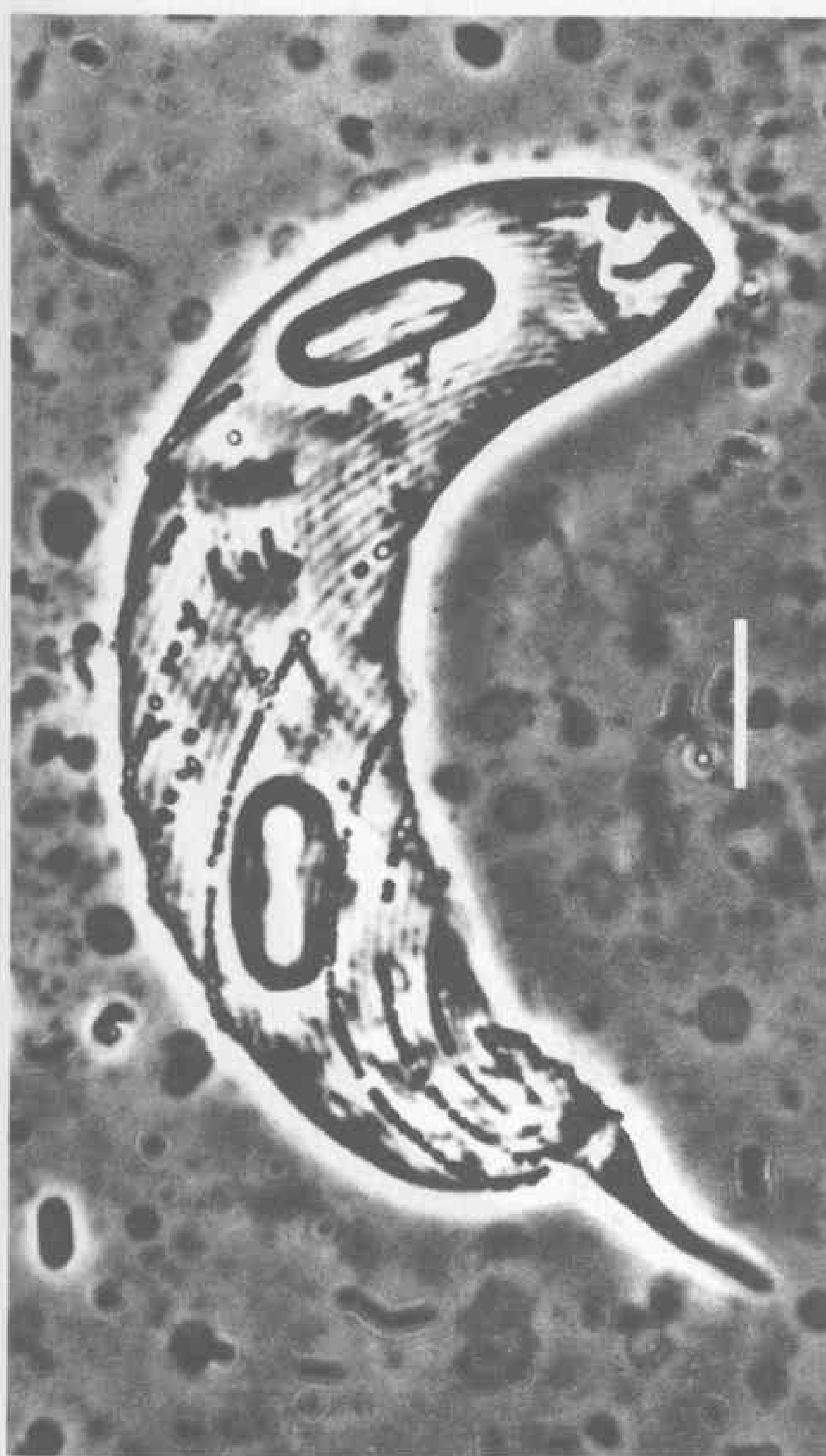
La reproducción de los euglenófitos no es nunca de tipo sexual. Todos los intentos de encontrar meiosis o gametogénesis en los euglenófitos han resultado fallidos. Los núcleos de distintos individuos de la misma especie pueden tener diferentes cantidades de ADN. Los núcleos contienen grandes cariosomas o endosomas, estructuras homólogas a los nucleolos de las otras células. Al igual que los nucleolos, los endosomas están compuestos por ARN y proteínas combinados en unos corpúsculos que son precursores de los ribosomas del citoplasma. Los euglenófitos forman un huso mitótico casi invisible, que se compone de unos pocos microtúbulos intranucleares. Muchos euglenófitos carecen de unidades discretas cromosómicas y, en la división celular, sus gránulos de cromatina no se mueven en masa como en las anafases típicas. Los gránulos de cromatina no se separan en la metafase, o mejor dicho, no se forma la placa ecuatorial metafásica, sino que cada gránulo se dirige autónomamente hacia uno de los polos nucleares, donde se hallan los recién replicados undulipodios. Antes de la división nuclear, los dos aparatos undulipodiales se desplazan hacia el mismo extremo de la célula, causando un cambio en su forma, típica de los euglenófitos en división. A continuación, la célula se divide longitudinalmente.

La especie *Euglena gracilis* ha demostrado ser un instrumento muy útil para el análisis de los órganos celulares. Se pueden encontrar euglenas con o sin cloroplastos. Éstos pueden haberse perdido de modo permanente o sólo estar temporalmente «desconectados». De este modo se puede distinguir claramente el efecto de la luz, de inhibidores químicos, de la temperatura, o de otros muchos factores en el desarrollo de los cloroplastos y otros orgánulos. Por ejemplo, si las células se mantienen en la oscuridad, los cloroplastos se retraen y, tras un corto periodo de crecimiento, los euglenófitos pierden su característico color verde y pasan a depender por completo de fuentes externas de alimento para su desarrollo. Estas células «animales» pueden ser reconvertidas en «plantas». Si las euglenas de crecimiento en la oscuridad vuelven a ser iluminadas, en pocas horas su color pasa a ser verde claro. Sus cloroplastos sufren una serie de cambios inducidos por la luz, y a los tres días, aproximadamente, han recuperado su brillante color verde.

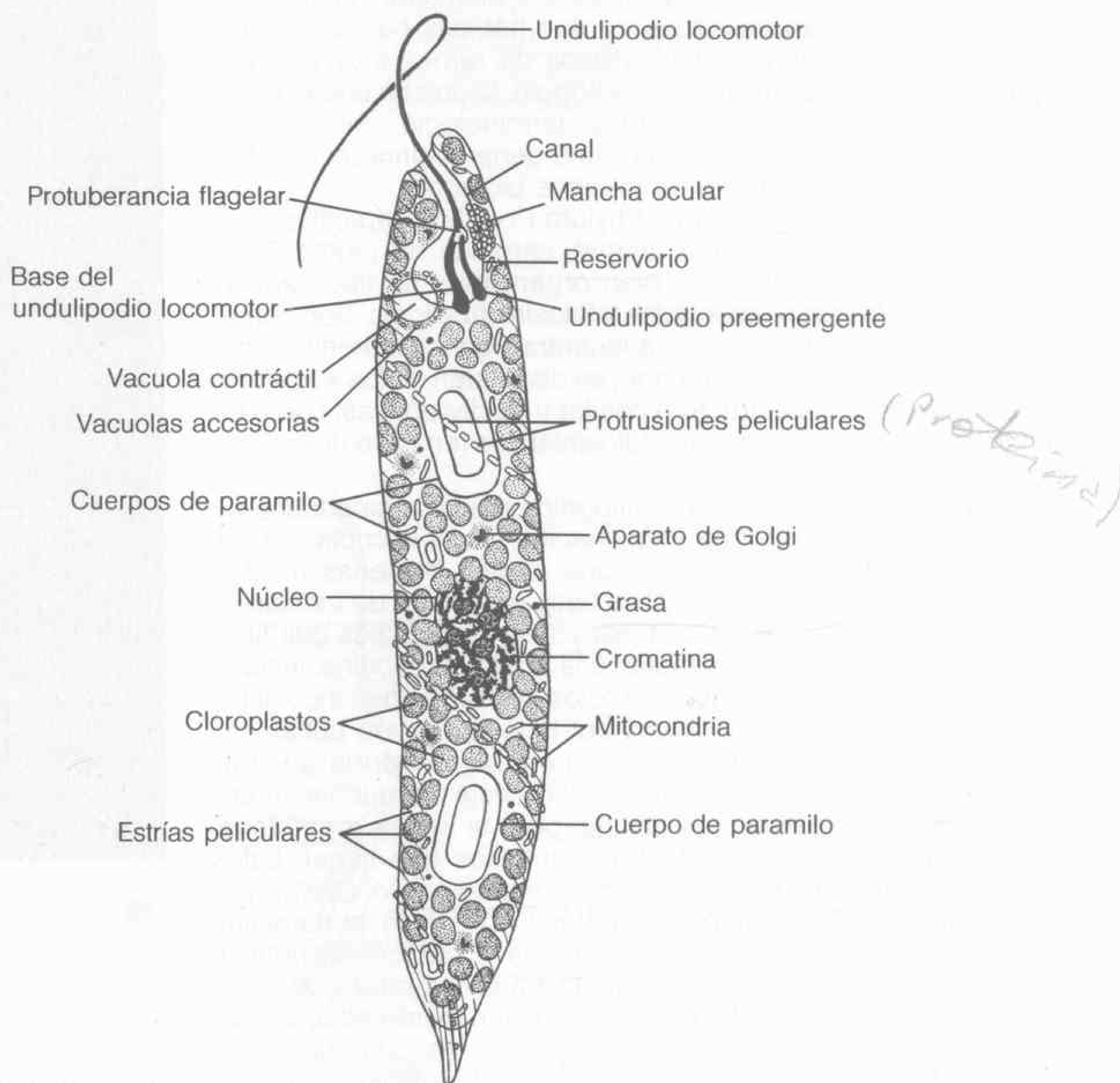
*Euglena gracilis* es la única especie conocida que puede ser desprovista genéticamente de sus cloroplastos sin matar al organismo. Cuando las células de *E. gracilis* son tratadas con luz ultravioleta o con una serie de otros tratamientos a los que el sistema genético de los cloroplastos es más sensible que el citoplasmático, los genes responsables del desarrollo de los cloroplastos pueden ser anulados de modo permanente. Entonces, las euglenas pierden sus características como plantas y pasan a depender, de modo irreversible, de alimento. Por este procedimiento, el metabolismo del nucleocitoplasma puede ser estudiado con detalle independientemente del del plástido.

*E. gracilis* requiere de modo indispensable la presencia de la vitamina $B_{12}$ para su crecimiento, aunque cantidades increíblemente pequeñas pueden ser suficientes. De hecho, las euglenas pueden detectar concentraciones de $10^{-13}$ g/mL de esta vitamina, lo que constituye un sistema de detección mucho más sensible que los tests químicos y, de este modo, el crecimiento de las euglenas se ha usado como una técnica comercial para la detección de la vitamina $B_{12}$.










*Euglena spirogyra,* una alga euglenófita de agua dulce de Inglaterra. MO, (contraste de fase) barra de referencia = 10 μm. [Fotografía por cortesía de G. F. Leedale (1967); dibujo de R. Golder; información de G. F. Leedale.]

# Pr-7 Criptófitos

## (Criptomónadas)

Del griego, *kryptos,* escondido; del latín, *monas,* unidad; del griego, *phyton,* planta.

*Chilomonas*
*Chroomonas*
*Cryptomonas*
*Cyanomonas*
*Cyathomonas*
*Hemiselmis*
*Hillea*
*Nephroselmis*

---

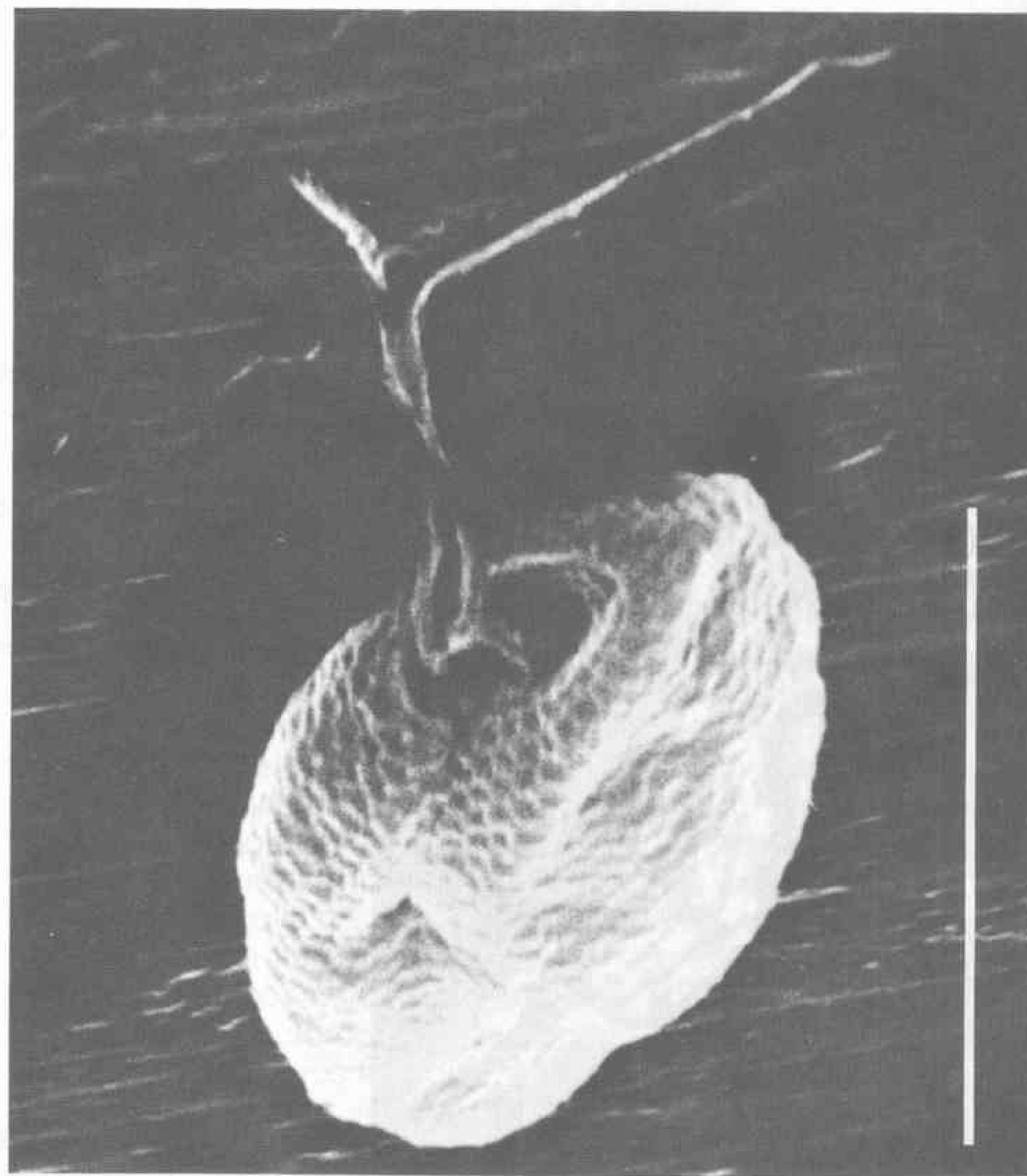
Los criptófitos o criptomónadas se encuentran en lugares húmedos distribuidos por todo el planeta. Algunos causan grandes proliferaciones fitoplanctónicas en bahías, mientras que otros medran como parásitos intestinales en animales domésticos. Estas diferencias tan acusadas en sus hábitats han conducido a que sean estudiados por científicos de ramas muy distintas (como botánicos marinos y parasitólogos), lo que ha comportado la existencia de confusiones en la terminología, una falta de comunicación entre los expertos y una general ignorancia sobre estos organismos por parte de muchos biólogos.

Al igual que los euglenófitos (Phylum Pr-6), los criptófitos pueden ser organismos de tipo animal, carentes de pigmentos y parecidos a los protozoos, o bien organismos de tipo vegetal, algas brillantemente pigmentadas y fotosintetizadoras. Son comunes en las aguas dulces y se encuentran principalmente como células de vida libre. Por otra parte, se distinguen de los euglenófitos en detalles de su estructura celular y su división, así como en la naturaleza de sus pigmentos fotosintéticos (en caso de que los tengan).

Los criptófitos tienen dos undulipodios apicales insertados de modo característico en una invaginación bucal o cripta. En los miembros carnívoros del grupo, que comen bacterias u otros protoctistas, la invaginación oral se halla recubierta de tricocistos y microbios. Los tricocistos son estructuras especiales que liberan venenos que someten y matan a la presa microbiana. Incluso algunos miembros de los géneros fotosintéticos tienen tricocistos e ingieren alimentos particulados por la invaginación bucal.

Los criptófitos pigmentados contienen, como norma general, clorofila $c_2$, además de clorofila *a.* A diferencia de muchas algas, carecen de ß-caroteno y zeaxantina, pero sí tienen α-caroteno, criptoxantina y aloxantina. Muchos criptófitos que tienen estos pigmentos manifiestan un color verde o verdeamarillo. *Cyathomonas* y otros muchos criptófitos también contienen porcentajes significativos de ficocianina y ficoeritrina y, en consecuencia, tienden a un color más rojizo o azulado. En la naturaleza, generalmente, los pigmentos de ficocianina se hallan restringidos a unos grupos estrictos. Se encuentran en todas las cianobacterias (Phylum M-7), y algas rojas (Phylum Pr-13, Rodófitos), y también en una miscelánea de algas anómalas como *Cyanophora paradoxa,* organismos que más bien parece que contienen cianobacterias simbiontes en lugar de plástidos.

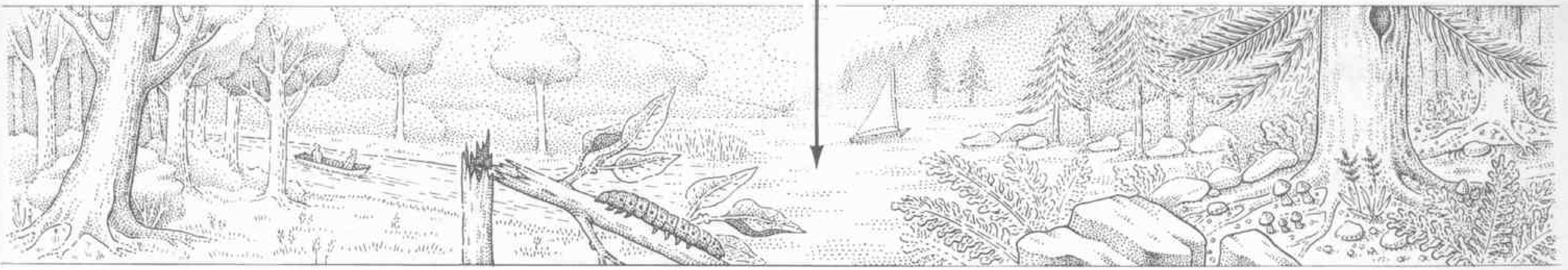
Debido a que la estructura celular característica de los criptófitos contiene plástidos de varios colores, es posible que estos organismos pasaran a ser fotosintéticos secundariamente. Más de una vez a lo largo de su evolución pudieron haber adquirido simbiontes procariotas fotosintéticos que se convirtieron en cloroplastos o rodoplastos, según la naturaleza del procariota simbionte. En relación con ello, algunos criptófitos, como *Chilomonas,* no adquirieron nunca simbiontes fotosintéticos, por lo que han mantenido su vida heterótrofa y sus costumbres predadoras.

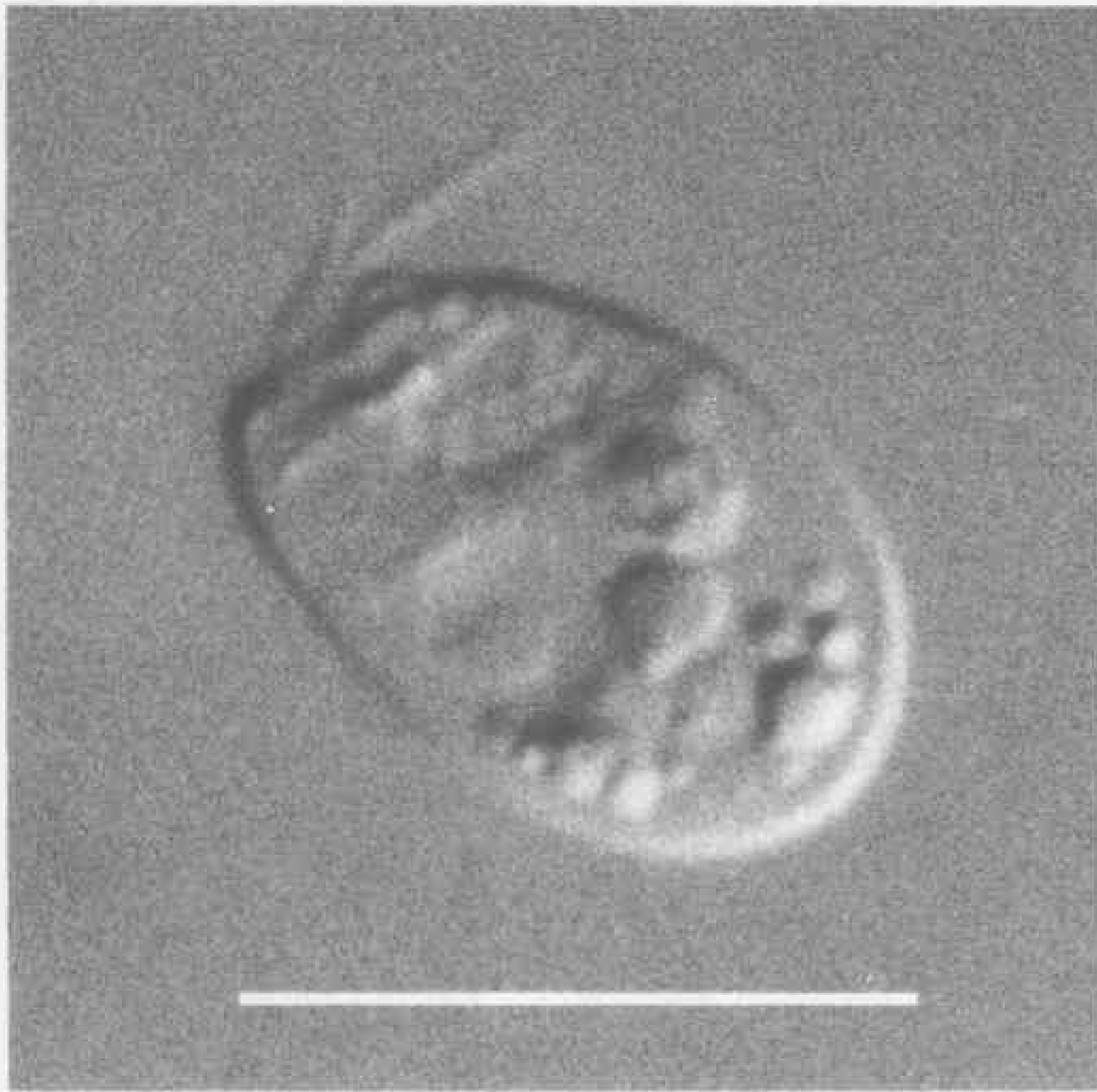





**A** *Cyathomonas truncata,* un criptófito de agua dulce. MEB, barra de referencia = 5 μm.

A pesar de que varias especies de criptófitos han sido cultivadas y observadas en el laboratorio, no se conocen estados sexuales de meiosis ni gametogénesis. Aparentemente, las dos células hijas se producen tras una simple división. Poco antes de la división celular aparece, junto a la antigua cripta, una nueva invaginación oral, con nuevos cuerpos basales y undulipodios. A continuación, la nueva estructura oral da un giro de arriba abajo y migra hacia el extremo opuesto de la célula. Entretanto, la cromatina contenida en el interior de la membrana nuclear forma

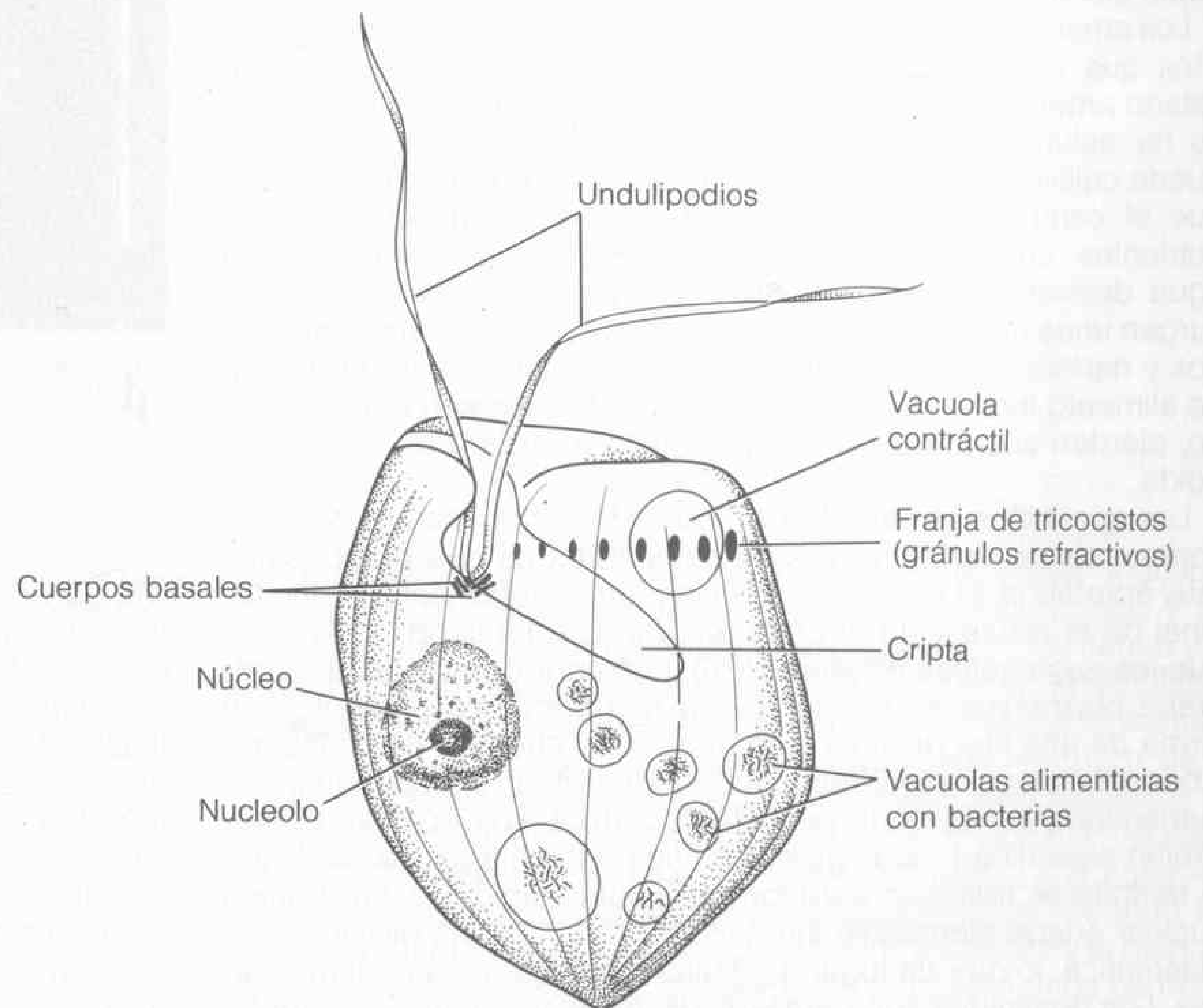






B *Cyathomonas truncata,* célula viva. MO, barra de referencia = 5 µm. (Cortesía de F. L. Schuster).

pequeños cromosomas nudosos que se separan en dos haces situados en extremos opuestos del núcleo. Entonces, el núcleo se divide, tiene lugar la citocinesis y se separan las dos células hijas, según un plano de simetría especular. Este tipo de reproducción asexual distingue a los criptófitos, cualquiera que sea su tipo de nutrición, de los demás protoctistas. Este proceso fue hermosamente documentado por primera vez en 1926 por Karl Bêlar.




C *Cyathomonas truncata.* (Dibujo de M. Lowe.)

# Pr-8 Zoomastiginos

**(Flagelados animales)**

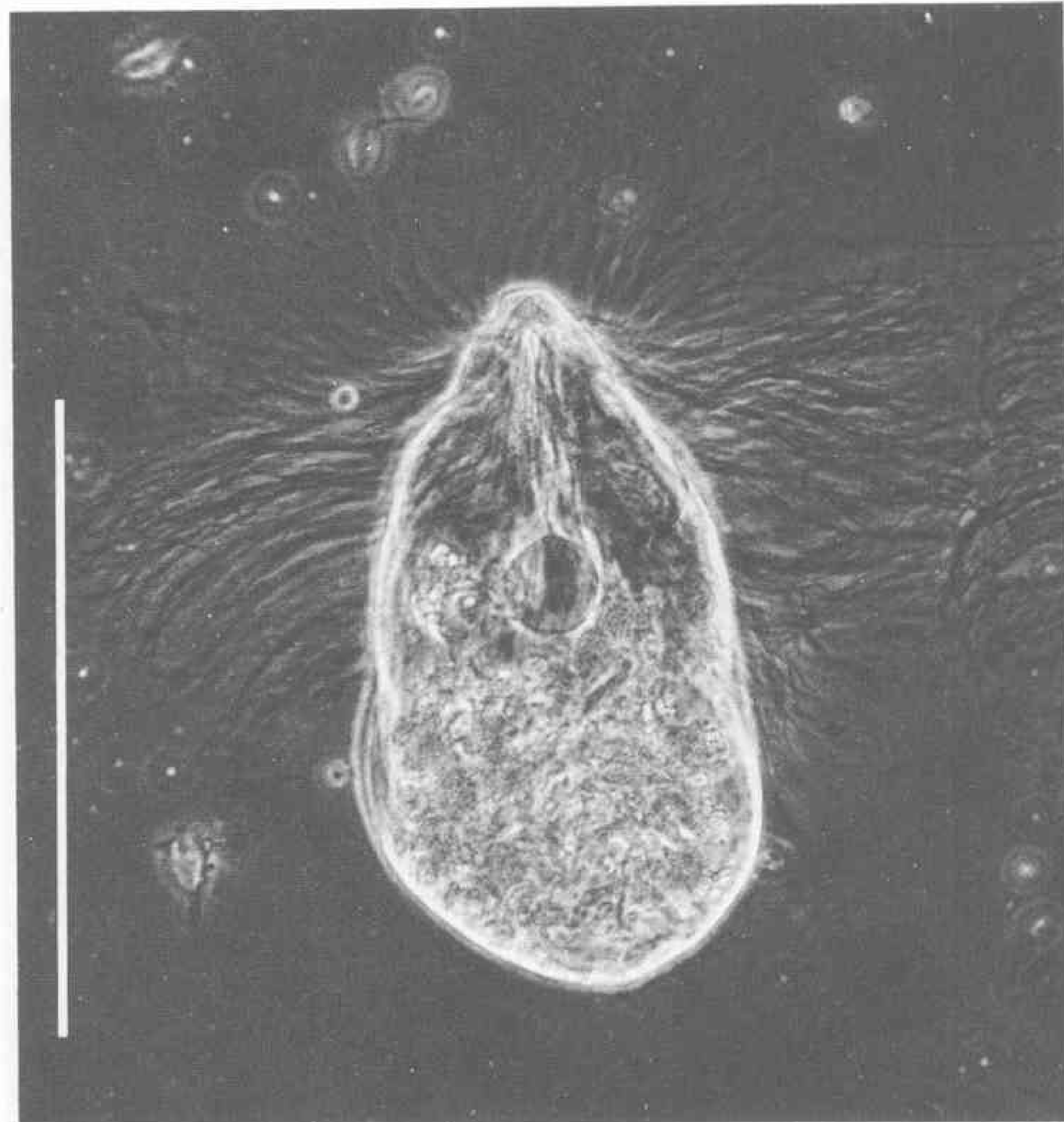
Del griego, *zoion,* animal; *mastix,* flagelo.

Todos los zoomastiginos son unicelulares. Cada uno de ellos tiene como mínimo un undulipodio, aunque hay algunos que los tienen por millares. Pueden ser parásitos o de vida libre, sexuales o asexuales, pero todos son heterótrofos y carecen de plástidos. Algunos, si tuvieran plástidos, se clasificarían entre las algas, a tenor de su estructura celular.

En las clasificaciones en dos reinos, los zoomastiginos se clasificaban en el orden Protomonadinos incluido en la clase Flagelados, la cual pertenecía al *phylum* Protozoos que se situaba dentro del reino de los Animales. En nuestra clasificación, el *phylum* Zoomastiginos agrupa ocho clases: la de los ameboflagelados, la de los opalínidos, la de los coanoflagelados, la de los bicoécidos, la de los cinetoplástidos, la de los diplomonadinos, la de los pirsonínfidos y la de los parabasálidos. Esta clasificación es provisional, y es posible que las cinco primeras clases no estén relacionadas entre sí, sino que en realidad pertenezcan a otros *phyla* diferentes. Sin embargo, los diplomonadinos, los pirsonínfidos y los parabasálidos manifiestan una relación directa, por sus semejanzas ultraestructurales observables al microscopio electrónico.

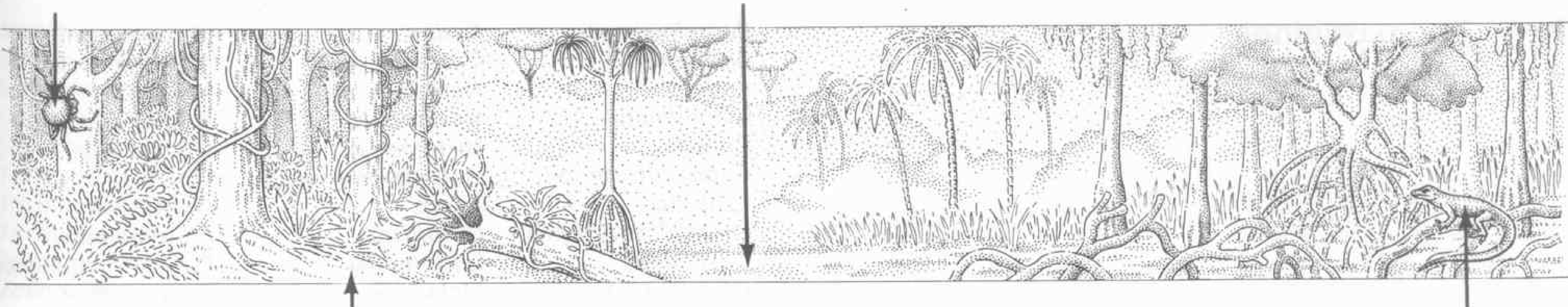
Los ameboflagelados son unos microbios dulceacuícolas parásitos que se distinguen por su capacidad para pasar de un estado ameboide a uno flagelar y viceversa. Esta transformación se ha estudiado especialmente en *Naegleria,* organismo que puede cultivarse bien en el laboratorio. Se ha podido comprobar que el cambio viene determinado por la disminución de los nutrientes: cuando las amebas de *Naegleria* se introducen en agua destilada desarrollan unos cuerpos basales de los que surgen unos undulipodios, convirtiéndose en organismos alargados y nadadores, que prontamente se lanzan a nadar en busca de alimento (principalmente bacterias). Una vez lo han encontrado, pierden sus undulipodios y vuelven a un tipo de vida ameboide.

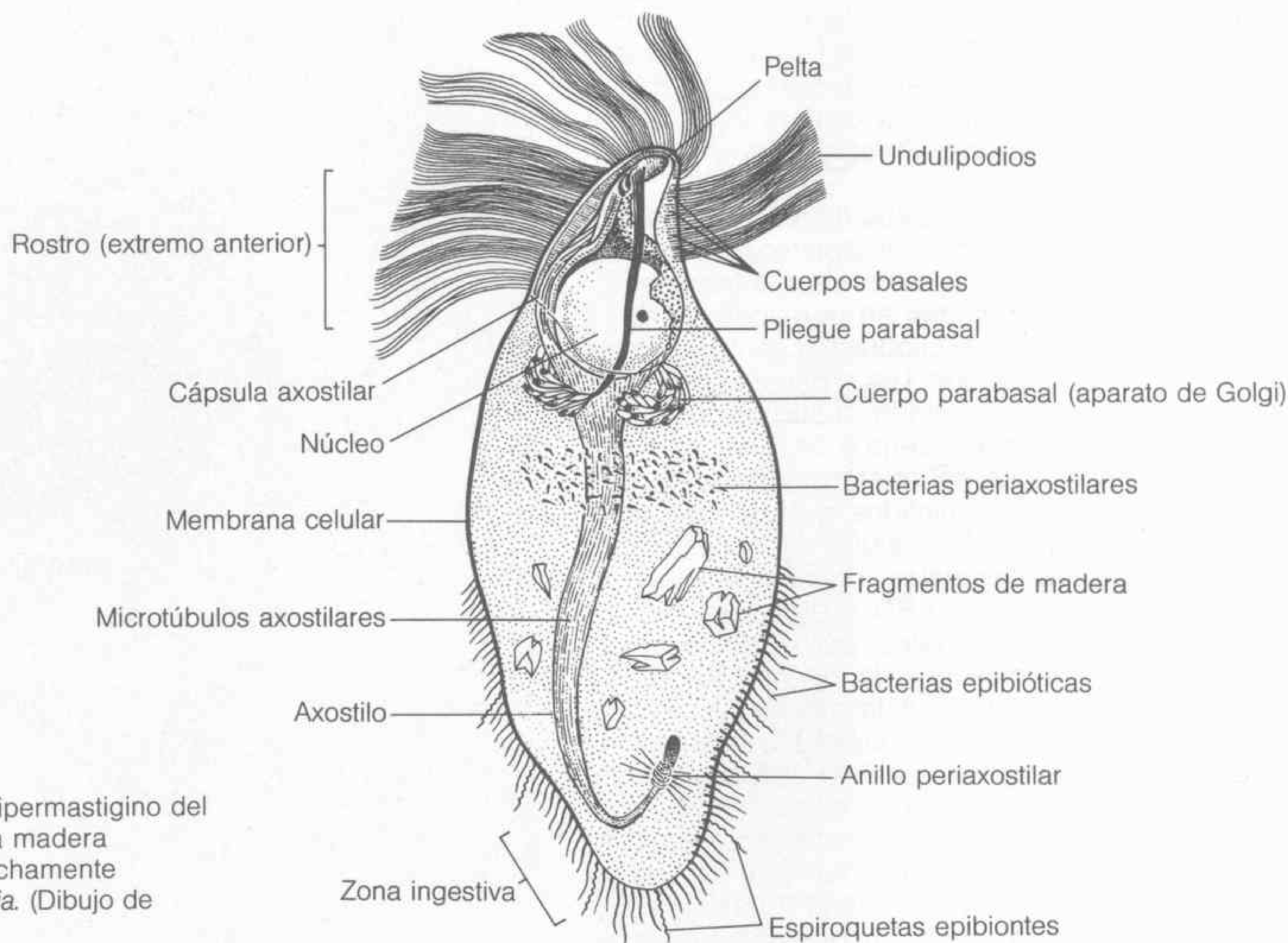
Los opalínidos se caracterizan por el fálix, una estructura única compuesta de varias hileras de centenares de cuerpos basales muy apretados. El fálix se sitúa en la parte anterior del eje longitudinal de la célula y de él emergen varios undulipodios. Al igual que los euglenófitos (Phylum Pr-6), justo por debajo de la membrana plasmática se encuentra un recubrimiento proteínico en forma de una fina película. Los opalínidos carecen de citostoma («boca celular») y por ello deben absorber directamente los nutrientes a través de la película cobertora. Los opalínidos presentan sexualidad: unos gametos flagelados haploides de distinto tamaño se fusionan para formar células diploides. La división nuclear puede efectuarse sin que se produzca una división citoplasmática, lo que da lugar a células binucleadas o multinucleadas. Los opalínidos son parásitos del intestino delgado o grueso o del recto de los peces, y reptiles y anfibios, principalmente anfibios anuros como las ranas y los sapos. Tienen el cuerpo aplanado y nadan con movimientos en espiral. Se reconocen cuatro géneros de opalínidos. Los miembros del género *Protopalina* son considerados los más antiguos; cada célula tiene dos grandes núcleos. Los miembros de *Zelleriella* también tienen dos grandes núcleos situados a ambos lados del eje longitudinal de la célula. Las especies de *Cepedas* son células de gran tamaño (hasta alcanzar 2,8 mm) y multinucleadas. Tienen núcleos reducidos y un fálix alargado. Las especies de *Opalina,* aunque no tan grandes, también son multinucleadas y tienen un fálix de gran tamaño; su película está plegada.



**A** *Staurojoenina* sp., un hipermastigino digestor de madera, extraído del intestino de la termita *Incisitermes (Kalotermes) minor.* MO (preparación con tinción), barra de referencia = 50 µm.

Algunos coanoflagelados, como *Monosiga,* son incoloros. Otros, como *Desmarella,* contienen plástidos verdes. Se diferencian por tener una lóriga, estructura rígida de la que emerge un único undulipodio. La lóriga es acanalada. El undulipodio es liso y afilado, y puede retraerse completamente al interior de la célula. Muchos coanoflagelados se yerguen sobre un pedúnculo celular que contiene fibras longitudinales. La organización de las células coanoflageladas es muy parecida a la de las células del cuerpo






**B** *Joenia annectens,* un hipermastigino del intestino de la termita de la madera europea. *Joenia* está estrechamente relacionada con *Staurojoenia.* (Dibujo de R. Golder.)

de las esponjas (Phylum A-2, Poríferos). De hecho, se cree que los coanoflagelados, que en algunos casos se organizan en colonias, son los antepasados directos de las esponjas, pero no de los otros *phyla* metazoos.

Nuestra cuarta clase, la de los bicoécidos, comprende organismos con un caparazón y dos undulipodios. Uno de ellos se extiende hacia adelante y es mastigonemado (tiene numerosos apéndices diminutos llamados bárbulas). El otro es liso y se dispone a lo largo de la célula. La inserción de los undulipodios en estos flagelados incoloros es tan similar a la de los crisófitos (v. dibujo de *Ochromonas danica,* Phylum Pr-4) que como mínimo algunos de los crisófitos deben haber evolucionado a partir de los bicoécidos, por adquisición de los plástidos. Alternativamente, los bicoécidos podrían descender de los crisófitos por pérdida de los plástidos. Los bicoécidos tienden a formar colonias. La existencia de procesos sexuales no ha sido citada en este grupo.

Los cinetoplástidos incluyen los bodos, unas células undulipodiadas de vida libre comunes en las aguas estancadas, y los tristemente conocidos parásitos tripanosomas. Todos tienen una gran mitocondria especial que recibe el nombre de cinetoplasto. La reproducción por medio de la sexualidad, aunque intensamente buscada, no ha sido encontrada en ningún miembro de la clase. Hay algunos géneros patógenos importantes, parásitos de los hombres y de los animales domésticos, como *Trypanosoma* y *Crithidia.* La elefantiasis, la enfermedad del sueño y la enfermedad de Chagas son causadas por cinetoplástidos. Cuando las células son transferidas de la sangre de los animales a la glándula salival de los insectos o viceversa, se producen unos cambios destacables en el cinetoplasto (por ejemplo, la elongación o la casi total pérdida del cinetoplasto). Se conocen algunas formas multicelulares, por ejemplo, *Cephalothamnion cyclopum,* un bodo con un undulipodio dirigido hacia atrás que forma colonias de varias docenas de células unidas por un pedúnculo común.

Cinetoplasto

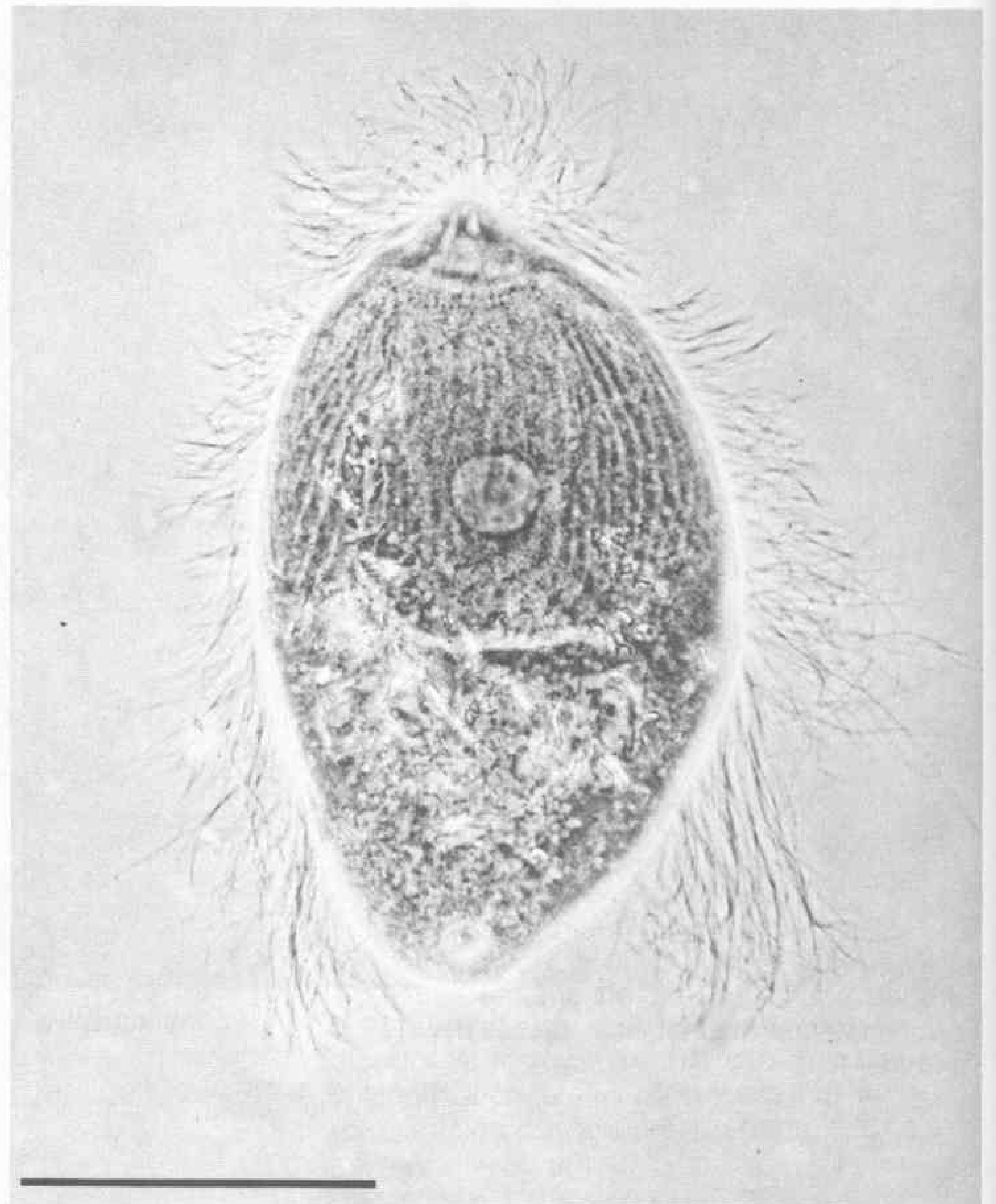
Trypanosoma

# Pr-8 Zoomastiginos

*Barbulonympha*
*Blastocrithidia*
*Bodo*
*Calonympha*
*Cepedea*
*Cephalothamnion*
*Crithidia*
*Deltotrichonympha*
*Desmarella*
*Devescovina*
*Foaina*
*Giardia*
*Herpetomonas*
*Hexamastix*
*Histomonas*
*Holomastigotoides*
*Joenia*
*Leishmania*
*Leptomonas*
*Metadevescovina*
*Monocercomonas*
*Monosiga*
*Naegleria*
*Notila*
*Oikomonas*
*Opalina*
*Oxymonas*
*Protoopalina*
*Pseudotrichonympha*
*Pyrsonympha*

Los pirsonínfidos viven en los intestinos de las cucarachas xilófagas y de las termitas. Carecen de mitocondrias y tienen unos orgánulos acintados compuestos de cientos de microtúbulos que en algunos casos se hallan interconectados por medio de puentes y dispuestos según formas muy elaboradas. La clase incluye a los géneros *Notila, Oxymonas, Pyrsonympha* y *Saccinobaculus.*

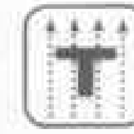
Los parabasálidos también son parásitos de los intestinos de los insectos. Se cree que estos microbios digieren la celulosa de la que extraen azúcares para su uso y el de sus huéspedes. Las partículas de madera son ingeridas en una zona posterior sensible. A veces, se puede ver que el citoplasma contiene varios trozos en distintos estados de digestión. Los parabasálidos carecen de mitocondrias. Normalmente tienen cuatro undulipodios como mínimo, un axostilo y visibles cuerpos basales. La ultraestructura granular y membranosa del aparato parabasal, cuya presencia los distingue de los pirsonínfidos, sugiere una similitud con el aparato de Golgi de las células animales y con los dictiosomas de las células vegetales; de aquí la creencia de su intervención en la síntesis de ARN y proteínas. Se conoce la existencia de procesos sexuales, pero debido a que estos organismos viven en los intestinos de los insectos, no ha sido posible la realización de un estudio detallado de los mismos. En algunas especies, el organismo adulto haploide se transforma por entero en un gameto sexualmente receptivo. La fusión de dos gametos produce un gametociste, en el que se supone se efectúa la meiosis, puesto que de él emergen los productos meióticos (adultos haploides). La clase comprende tres órdenes: orden Tricomonadinos, orden Polimonadinos y orden Hipermastiginos. Los organismos pertenecientes al orden Tricomonadinos, al orden Polimonadinos y a la clase Pirsonínfidos son llamados informalmente polimastiginos («muchos flagelos»). En particular, los tricomonadinos tienen normalmente de cuatro a sesenta flagelos. Los undulipodios van asociados frecuentemente a un gran número de núcleos, a razón de dos undulipodios por núcleo. Se han descrito cuatro familias de tricomonadinos según su distintiva estructura celular; en particular, según el modo de inserción de los undulipodios y fibras en la capa cortical celular (justo por debajo de la membrana plasmática). Éstas son: familia Monocercomonádidos *(Hexamastix, Monocercomonas, Histomonas),* familia Devescovínidos *(Devescovina, Metadevescovina),* familia Trichomonádidos *(Trichomonas, Trichomitus)* y familia Caloninfidos *(Calonympha, Snyderella).* Los organismos pertenecientes al orden Hipermastigios tienen centenares, o incluso cientos de miles de undulipodios adheridos en bandas especiales. El huso mitótico, que se desarrolla a partir de estas bandas, está situado en el exterior de la membrana nuclear. Los hipermastiginos, a diferencia de algunos tricomonadinos (familia Calonínfidos) que tienen muchos núcleos, llegando a superar los mil, tienen sólo uno o unos pocos núcleos.





**C** El hipermastigino *Trichonympha ampla* obtenido de la termita del desierto de Sonora *Pterotermes occidentis.* MO, barra de referencia = 10 μm. (Cortesía de D. Chase.)

*Saccinobaculus*
*Spironympha*
*Spirotrichonympha*
*Staurojoenina*
*Snyderella*
*Trichomitus*
*Trichomonas*
*Trichonympha*
*Trypanosoma*
*Zelleriella*



**D** Sección transversal del rostro de una especie del género *Trichonympha* obtenida de la termita *Incisitermes (Kalotermes) minor* de la región de San Diego, California. MET, barra de referencia = 5 µm. (Cortesía de D. Chase.)

# Pr-9 Xantófitos

Del griego *xanthos*, amarillo; *phyton*, planta.

*Botrydiopsis*
*Botrydium*
*Botryococcus*
*Characiopsis*
*Chloridella*
*Gonyostomum*
*Heterodendron*
*Mischococcus*
*Ophiocytium*
*Tribonema*
*Vaucheria*

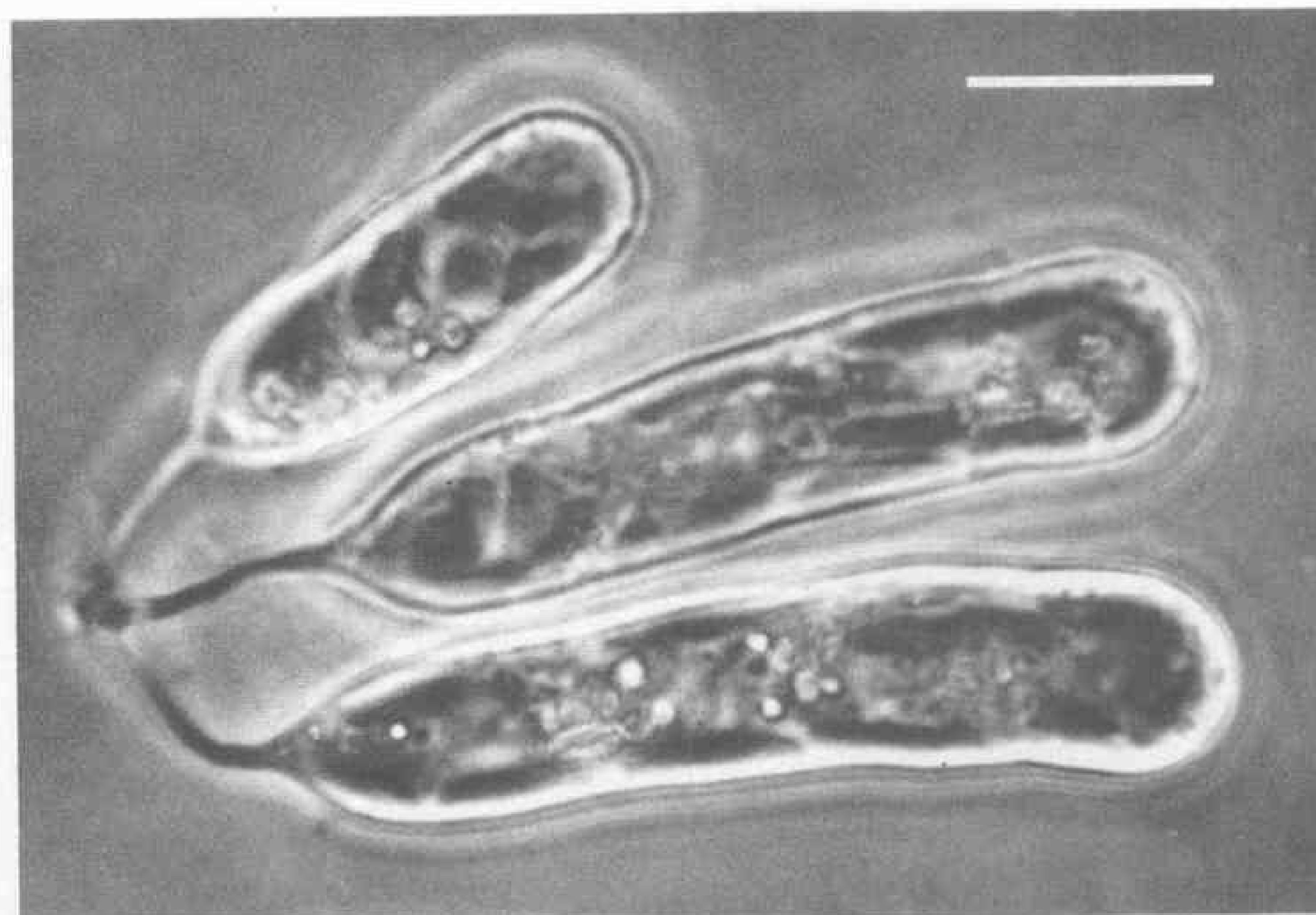
Los xantófitos son, como los eustigmatófitos (Phylum Pr-10), de color amarilloverdoso. Sin embargo, su organización celular característica y su tendencia a formar todo tipo de estructuras coloniales sugieren que sólo se relacionan con ellos por su pigmentación. Sus órganos fotosintéticos, los xantoplastos, comparten probablemente su evolución con los de los eustigmatófitos pero, dejando estos órganos aparte, la célula se parece más a la de los crisófitos (Phylum Pr-4). Algunos ficólogos prefieren agrupar a los *phyla* de los xantófitos, crisófitos, feófitos (Phylum Pr-12), pero no a los haptófitos (Phylum Pr-5), en un único grupo llamado Algas Heterocontas, basándose en la morfología de una parte de la célula y sin tener en cuenta los plástidos. Por ejemplo, en todos estos grupos uno de los dos flagelos apicales se dirige hacia adelante y es mastigonemado, es decir, plumuloso. El otro undulipodio se dirige hacia atrás y es liso. Exceptuando los plástidos, es probable que los componentes celulares de estos tres grupos tuvieran una evolución conjunta. De hecho, algunos hongos undulipodiados (como los Oomicetes, Phylum Pr-27 y los Plasmodióforos, Phylum Pr-24) pueden estar relacionados con los xantófitos por su producción de esporas heterocontas. No obstante, las diferencias entre estos grupos nos parecen suficientemente acusadas como para considerarlos como *phyla* por separado. Dentro de cada *phylum* hay mucha uniformidad.

Los pigmentos de los xantófitos, como los de los eustigmatófitos (Phylum Pr-10), son las clorofilas *a*, $c_1$, $c_2$ y *e*. En los géneros mejor estudiados se han encontrado varias xantinas, como la criptoxantina, la eoxantina, la diadinoxantina y la diatoxantina; mediante métodos espectroscópicos se ha detectado la existencia de heteroxantina y ß-caroteno. Los productos de reserva de la fotosíntesis se almacenan en forma lipídica. No se produce almidón. Algunos de los monómeros glucósicos de estos lípidos se hallan unidos por enlaces tipo ß-1-3.

Los xantófitos tienen normalmente paredes celulósicas ricas en pectinas construidas por solapamiento de placas discontinuas. Muchas células se hallan recubiertas por unas escamas que son distintivas para cada especie. En invierno o bajo condiciones adversas, muchas especies producen unos quistes que contienen incrustaciones de hierro o de sílice.

Los xantófitos han colonizado con éxito las aguas dulces. Se encuentran formando gran variedad de configuraciones multicelulares y sincitiales. Algunos producen zoosporas undulipodiadas y amebas. A pesar de que sus modelos de diferenciación han sido bien estudiados, no se dispone aún de ninguna información sobre sus ciclos sexuales meióticos completos. Existen cuatro subgrupos principales, cada cual con varios géneros, que tradicionalmente habían sido considerados como órdenes, pero que nosotras situamos en la categoría de clases. Son: clase Heterocloridales, clase Heterococales, clase Heterotricales y clase Heterosionales.

La clase Heterocloridales contiene los xantófitos morfológicamente menos complejos. La clase tiene dos subgrupos, aquí considerados como órdenes: orden Heteroclorinos, con células móviles, y orden Heterocapsinos, con formas coloniales palmeadas y planas. *Botryococcus*, un organismo muy frecuente en el agua de estanques, es quizás el miembro mejor conocido del segundo grupo.



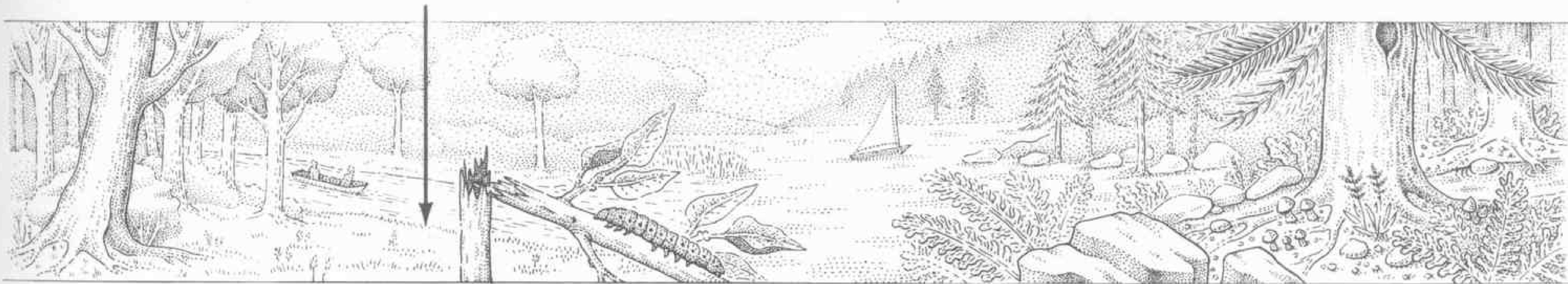


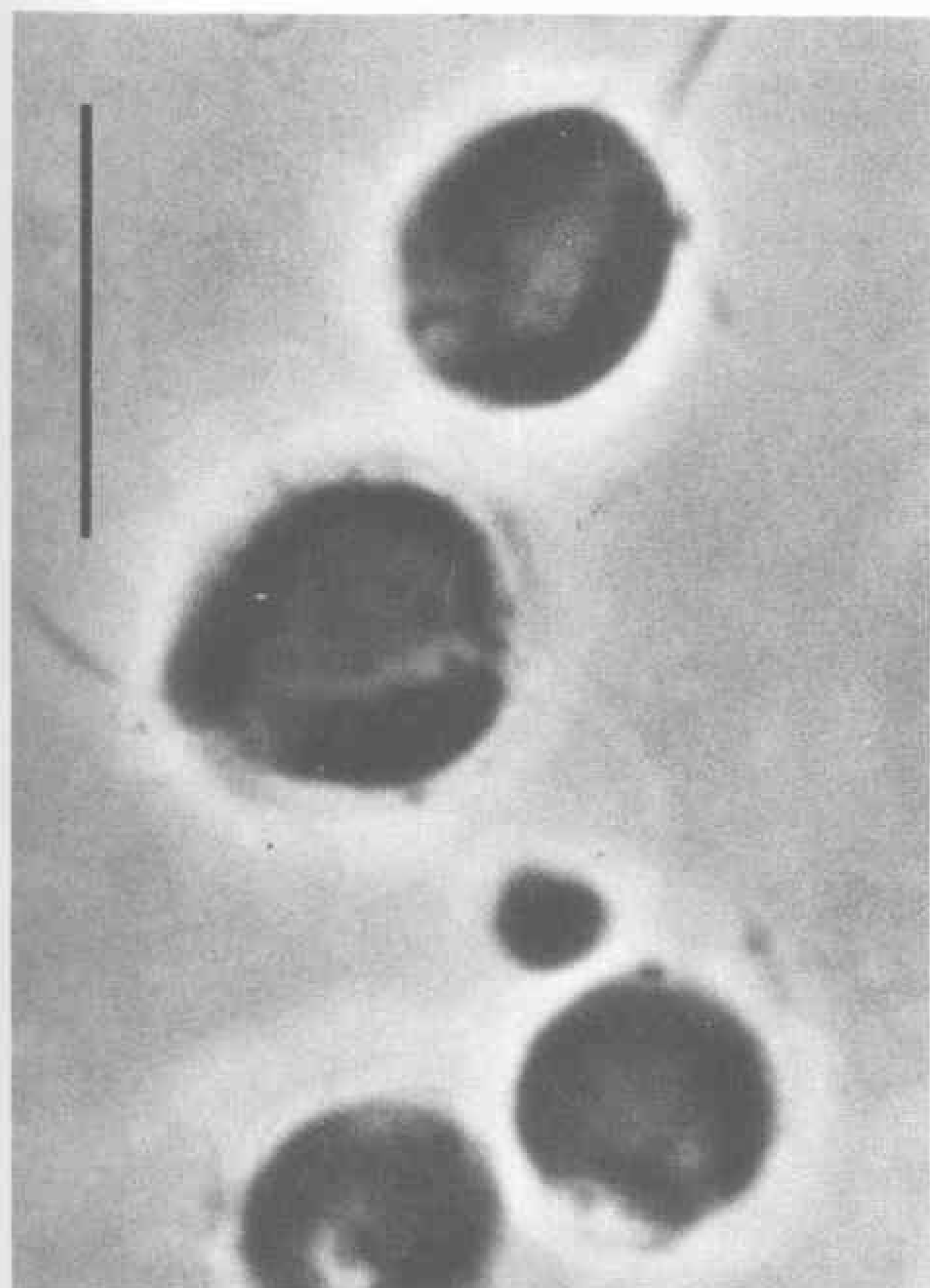
**A** Células vegetativas de *Ophiocytium arbuscula*, un xantófito de agua dulce de las lagunas alcalinas de Inglaterra. MO (contraste de fase), barra de referencia = 10 µm. (Cortesía de D. J. Hibberd.)

La clase Heterococales, que incluye el género *Ophiocyctium*, está compuesta por células cocoidales. Sus géneros forman toda clase de estructuras coloniales (filamentos ramificados o arracimados) que recuerdan las colonias formadas por las cianobacterias cocoides (Phylum M-7), los crisófitos (Phylum Pr-4) y los clorófitos (Phylum Pr-15). De todos modos, las unidades individuales cocoidales tienen la organización interna característica de los xantófitos. El bien conocido género *Botrydiopsis* tiene un inconfundible aspecto arracimado.

La clase Heterotricales contiene gran cantidad de organismos multicelulares muy complejos, que manifiestan un gran diversidad morfológica dentro de la estructura filamentosa. En esta clase se encuentra el género *Heterodendron*, una alga muy ramificada de consistencia fláccida y forma arborescente.

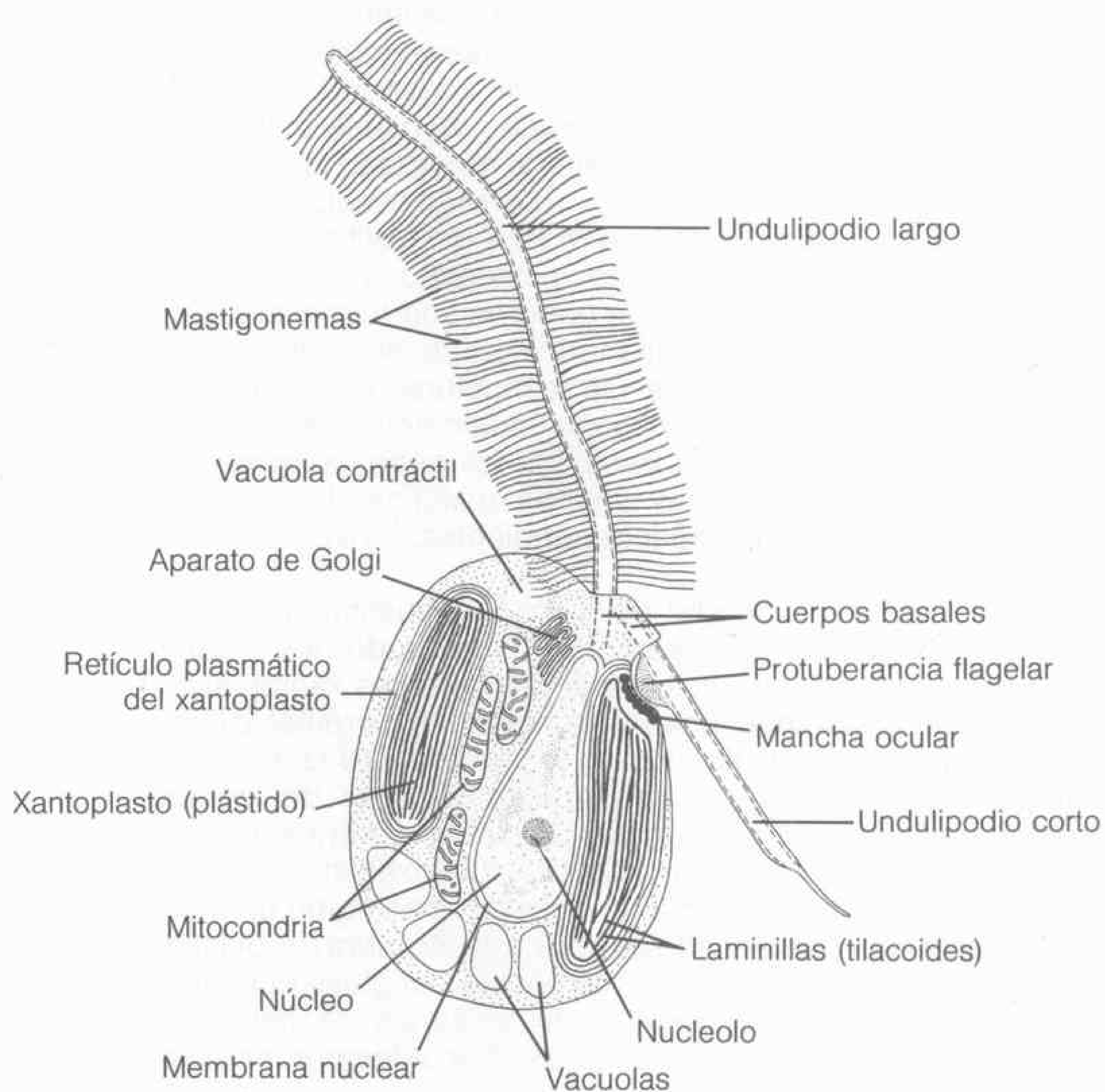
En la clase Heterosifonales se hallan los xantófitos morfológicamente más complejos. Su aspecto puede ser bastante impresionante. Por ejemplo, *Botrydium* crece formando un talo multice-





B Zoosporas vivas de *Ophiocytium majus.* MO, barra de referencia = 10 μm. [Cortesía de D. J. Hibberd y G. F. Leedale (1971)]






C Zoospora de *Ophiocytium arbuscula.* (Dibujo de R. Golder.)

lular parecido a un balón hinchable. Se desarrolla en fangos en estado de desecación. Superficialmente, parece un quitridiomicete (Phylum Pr-26), puede tener incrustaciones de carbonato cálcico y crecer hasta una longitud de un metro aproximadamente. Tiene un sistema extensivo de rizoides ramificados donde se desarrollan unos quistes de resistencia, de pared dura. Al entrar en contacto con la humedad, los quistes pueden germinar produciendo unas zoosporas unicelulares heterocontas típicamente xantófitas. Las zoosporas se dispersan, germinan y desarrollan unos extensos talos, completando de este modo su ciclo vital. No hay evidencia de diferenciación en esporas femeninas o masculinas. Parece ser que todas las zoosporas son capaces de un posterior desarrollo por ellas mismas.

Aunque las especies bien estudiadas hasta ahora son pocas (menos de cien), es probable que este *phylum* de algas, bien conocido por formar masas de desagradable aspecto en aguas lodosas, tenga muchos otros miembros que aún no han sido objeto de investigaciones detalladas.

# Pr-10 Eustigmatófitos

Del griego *eu*, verdadero, original, primitivo; *stigma*, señal, marca; *phyton*, planta.

*Ellipsoidion*
*Pleurochloris*
*Polyedriella*
*Pseudocharaciopsis*
*Vischeria*

Hasta hace poco tiempo, los eustigmatófitos se habían incluido en un mismo grupo con los xantófitos, por una serie de razones: son de color amarilloverdoso, forman células vegetativas inmóviles de tipo cocoide y se propagan por zoosporas asexuales móviles, de forma alargada. No obstante, mediante estudios al microscopio electrónico, se ha puesto de manifiesto la existencia de una mancha ocular distintiva y una organización peculiar, típica de la célula eustigmatófita. Su morfología justifica el reconocimiento de estos organismos como un conjunto único de protoctistas móviles fotosintéticos. Pocos géneros son reconocidos como miembros de este *phylum* de modo seguro, pero ello se debe más a la falta de estudios a nivel ultraestructural que a que estos organismos sean realmente escasos. Actualmente, *Pleurochloris, Polyedriella, Ellipsoidion* y *Vischeria* son los géneros principales del *phylum.* A pesar de que hay algunos eustigmatófitos multicelulares, la mayoría son células independientes, y viven principalmente en el agua dulce.

Por la pigmentación de sus plástidos, los eustigmatófitos tienen un gran parecido con los xantófitos. Como todos los organismos que eliminan oxígeno, sus plástidos (llamados xantoplastos) tienen clorofila *a.* Además, poseen también las clorofilas $c_1$, $c_2$ y *e.* Carecen de clorofila *b.* Contienen ß-caroteno, así como varios carotenos oxigenados, cuyo tipo exacto depende del género. Normalmente, tienen el pigmento violaxantina y también puede encontrarse epoxantina, diadinoxantina y diatoxantina. La glucosa es almacenada, no en forma de almidón, sino como un material químicamente inidentificado que se deposita fuera del plástido. En algunas células vegetativas, el pirenoide del plástido se halla incluido en un manifiesto corpúsculo poliédrico de naturaleza cristalina que generalmente se une a los tilacoides por medio de un fino pedúnculo.

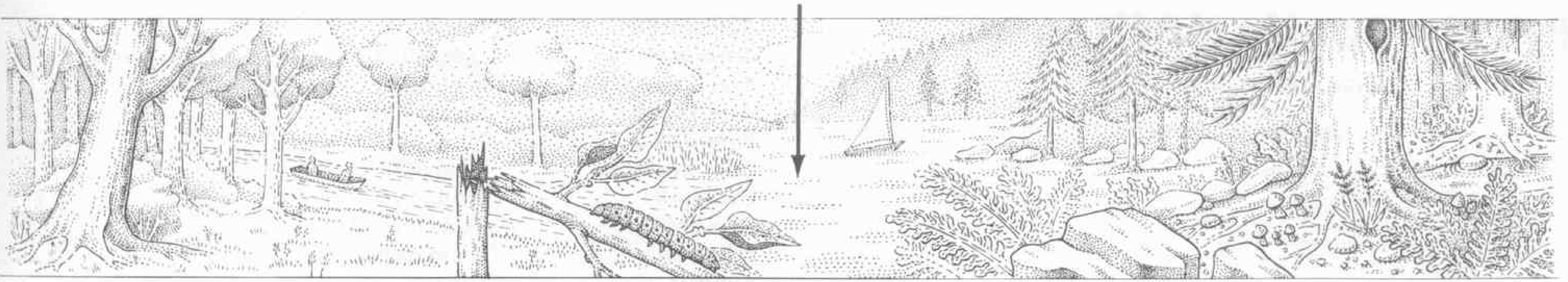
Aunque los eustigmatófitos y los xantófitos son muy parecidos por su contenido en pigmentos, se diferencian claramente por su organización celular. La mayoría de eustigmatófitos tienen un único undulipodio mastigonemado de inserción apical, en cuya base hay un abultamiento undulipodial, que en sección transversal tiene forma de T. Una prominencia adyacente contiene varios corpúsculos carotenoides y forma la mancha ocular, la cual probablemente se comunica de algún modo con el undulipodio para dirigir a la célula hacia las zonas mejor iluminadas. La mancha ocular no se halla relacionada con los plástidos ni tampoco está rodeada por ninguna membrana. Algunos eustigmatófitos (por ejemplo, *Ellipsoidion)* tienen un segundo undulipodio de tipo liso. El segundo undulipodio también tiene abultamiento el cual se halla yuxtapuesto a una parte especializada del plástido. El undulipòdio apical de los xantófitos carece de abultamiento.

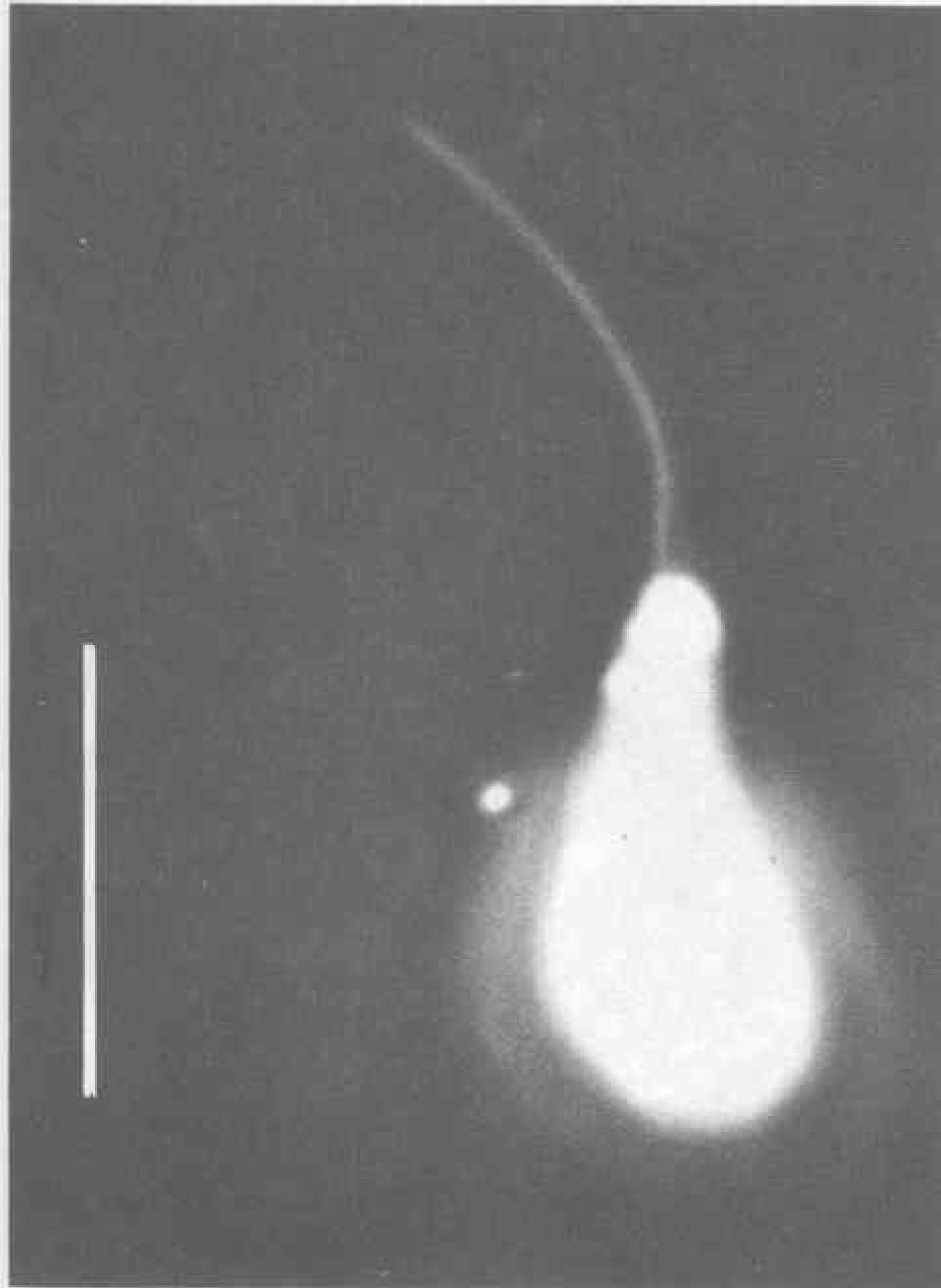
Las células eustigmatófitas tienen un único plástido de forma alargada situado en el centro o hacia el extremo posterior de la célula y ocupa aproximadamente la dos terceras partes del volumen celular. Los tilacoides se apilan en su interior de modo muy parecido a los *grana* de los plástidos de las plantas. Los eustigmatófitos tienen casi todo su retículo endoplasmático asociado al plástido. El xantoplasto-retículo endoplasmático no está asociado con la membrana nuclear como ocurre en muchas otras algas y hay muy poco retículo endoplasmático libre en el citoplasma. Esta disposición morfológica sugiere una relación metabólica integrada entre los productos de la fotosíntesis y la biosíntesis dirigida por el núcleo y el citoplasma. La pared celular es completa (es decir, cubre toda la célula), y en algunos casos contiene depósitos silícicos. La división celular es directa y produce dos células hijas. No se conoce la existencia de procesos sexuales en este grupo.

Estas algas planctónicas son ingeridas por otros protistas y por organismos del zooplancton. Se encuentran en las base de la cadena trófica acuática. Sin embargo, apenas han sido estudiados, de modo que se sabe muy poco acerca su historia natural.



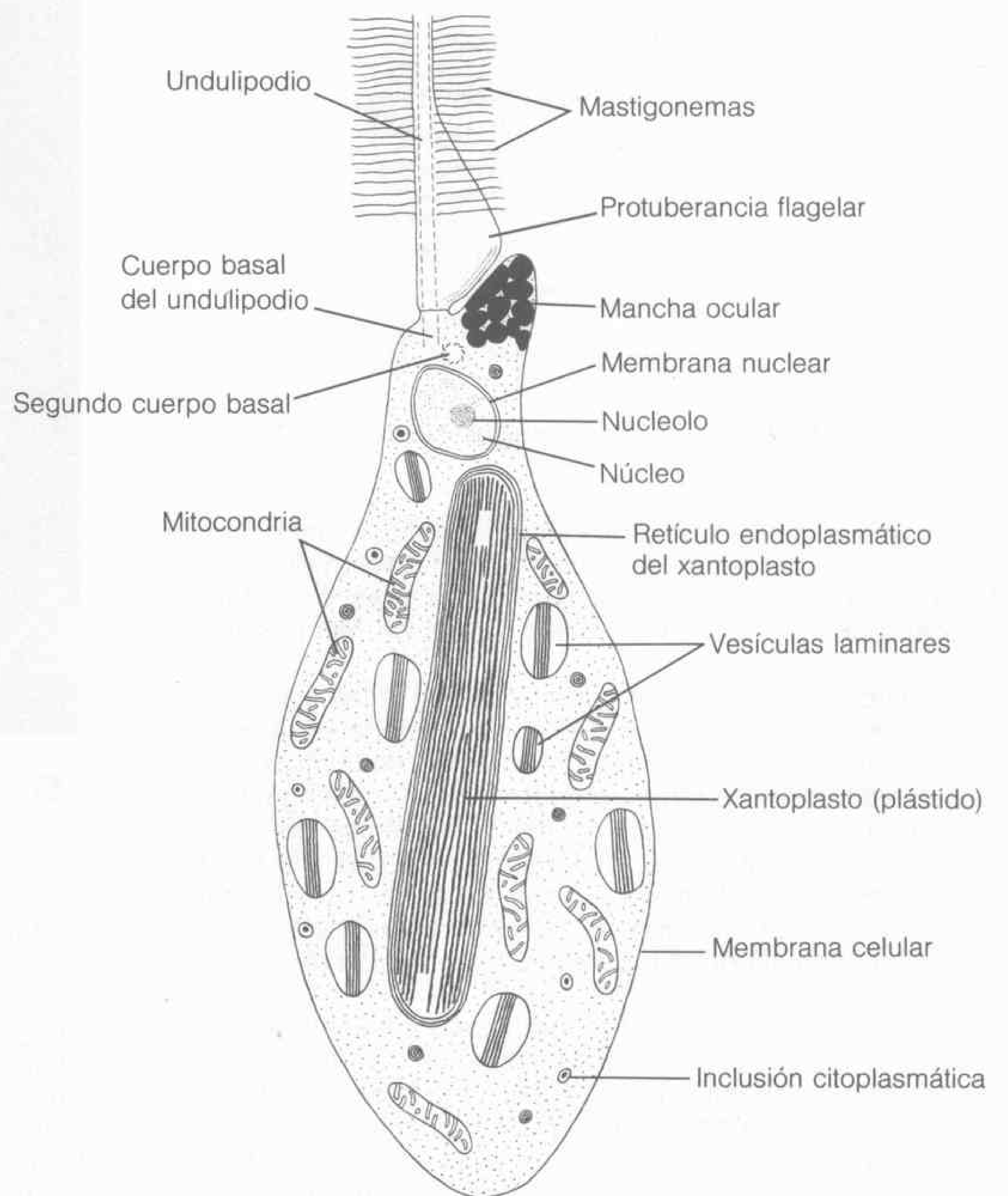
**A** Célula vegetativa de *Vischeria (Polyedriella)* sp. MO, barra de referencia = = 10 µm. (Cortesía de D. J. Hibberd.)







**B** Zoospora de *Vischeria* sp. MO, barra de referencia = 10 μm. [Cortesía de D. J. Hibberd (Hibberd y Leedale, 1972)]



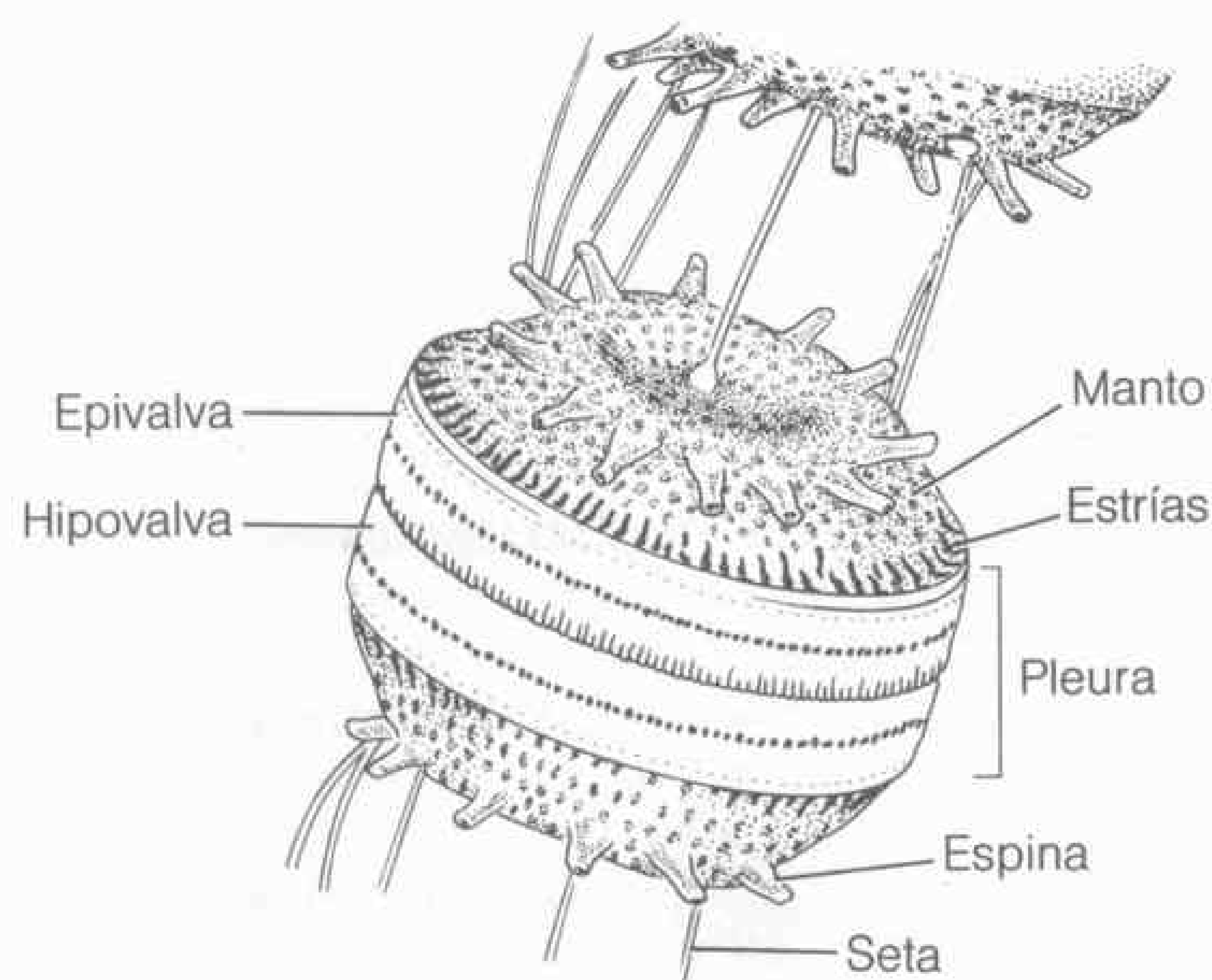

**C** Zoospora de *Vischeria* sp. (Dibujo de R. Golder.)

# Pr-11 Bacilariófitos

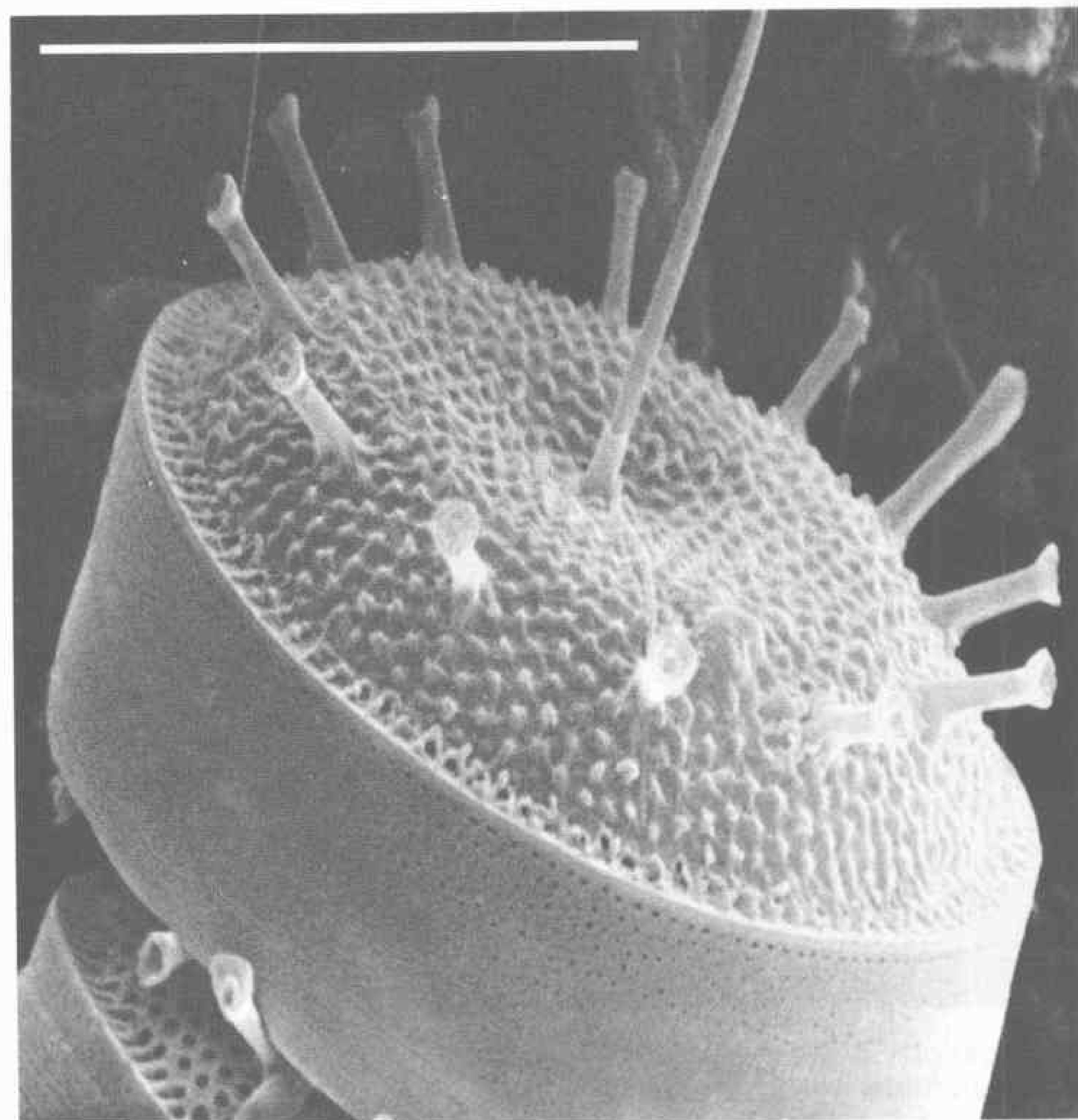
## (Diatomeas)

Del latín *Bacillus*, varilla; del griego *phyton*, planta.

*Achnanthes*
*Amphipleura*
*Arachnoidiscus*
*Asterionella*
*Biddulphia*
*Coscinodiscus*
*Cyclotella*
*Cymbella*
*Diatoma*
*Eunotia*
*Fragilaria*
*Hantschia*
*Melosira*
*Meridion*
*Navicula*
*Nitschia*
*Pinnularia*
*Planktoniella*
*Rhopalodia*
*Surirella*
*Tabellaria*
*Thalassiosira*




**A** *Thalassiosira nordenskjøldii* (Dibujo de E. Hoffman.)






**B** *Thalassiosira nordenskjøldii*, una diatomea marina del océano Atlántico. MEB, barra de referencia = 10 µm. (Cortesía de S. Golubic.)

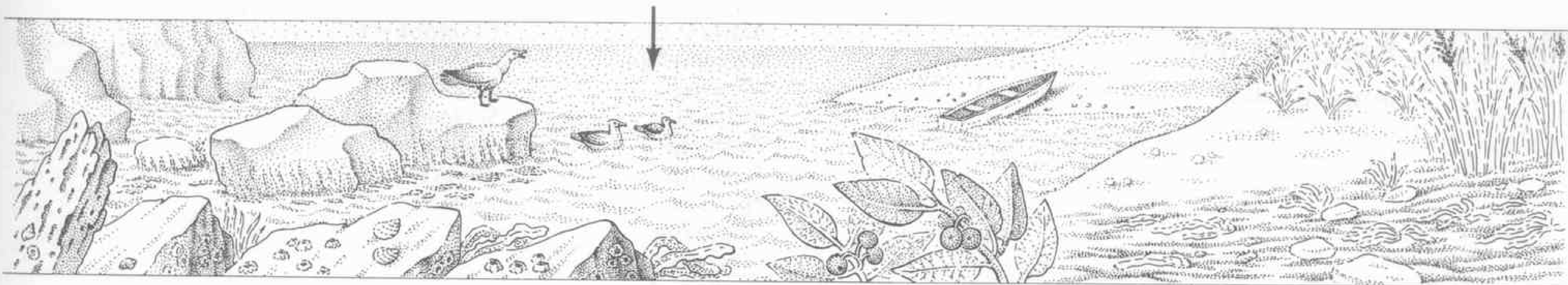
Este grupo de bellos protoctistas acuáticos debe contener actualmente unas diez mil especies vivas. Son siempre unicelulares. Algunas veces forman filamentos simples o colonias. Se conocen unos cientos de especies fósiles de tiempos tan antiguos como el Cretácico.

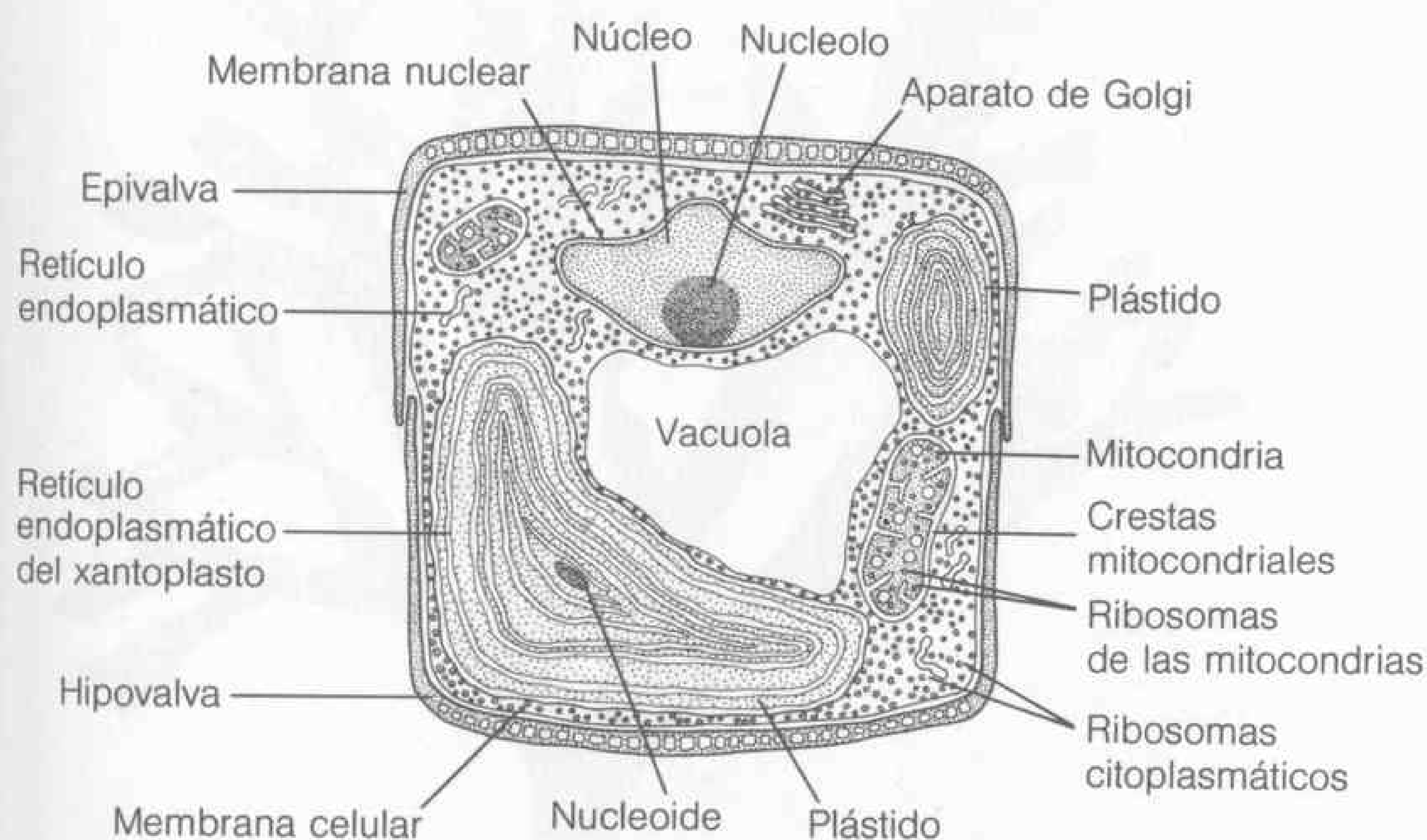
Las diatomeas tienen dos caparazones o tecas, llamadas valvas. Las valvas están compuestas por un material orgánico péctico impregnado de $SiO_2$ hidratado en estado opalino. Las valvas pueden estar extremadamente adornadas, y sus elegantes dibujos simétricos se usan para verificar la existencia de aberraciones ópticas en lentes. Las diatomeas necesitan sílice disuelta para su crecimiento. Extraen la sílice del agua con tanta eficacia que pueden hacer disminuir su concentración hasta menos de 1 ppm, cantidad inferior a los límites de detección de las técnicas químicas.

Las diatomeas se encuentran ampliamente distribuidas en las zonas iluminadas de los ecosistemas acuáticos de todo el mundo. Constituyen un importante grupo en la base de las cadenas tróficas de los océanos y de las aguas epicontinentales. Algunas especies pueden encontrarse en lagunas y estanques hipersalinos, mientras que otras especies, por el contrario, aparecen sólo en las aguas más puras. Todas las especies estudiadas son fotosintetizadoras obligadas, aunque algunas también requieran para su crecimiento sustancias orgánicas por ejemplo vitaminas.

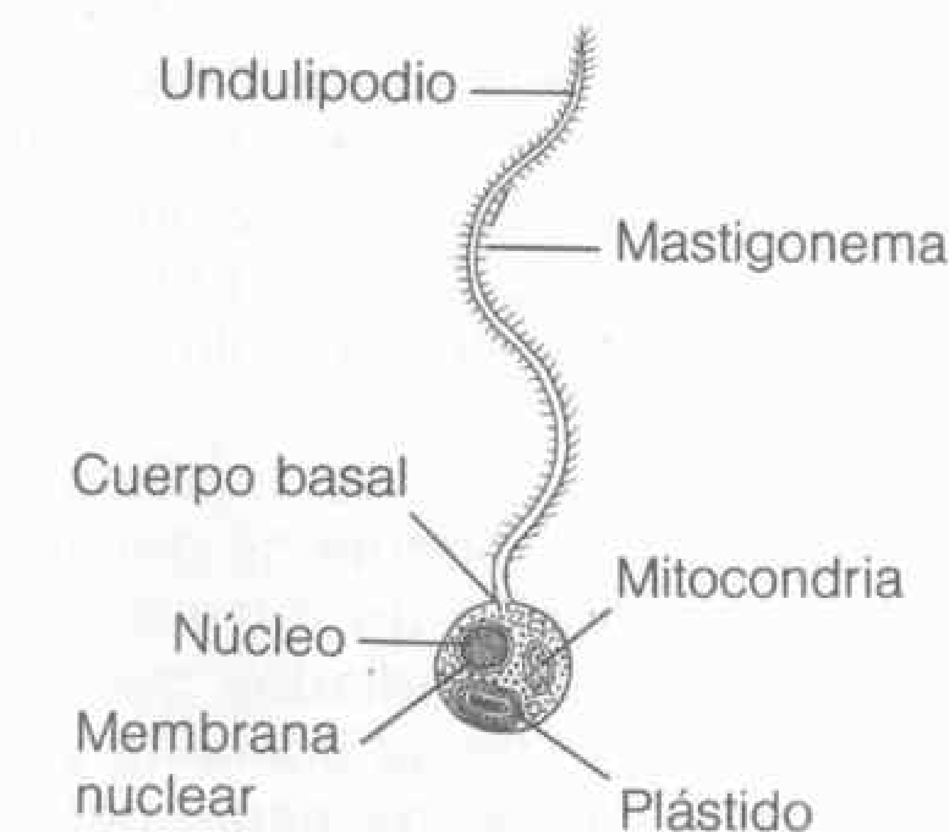
Hay dos grandes clases de diatomeas, las Centrales y las Pennales. Las Centrales, o diatomeas céntricas, tienen simetría radial, y ejemplos de ellas son *Thalassiosira* y *Melosira*, representadas en nuestras ilustraciones. Las Pennales, o diatomeas pennadas, tienen simetría bilateral. Muchas de ellas tienen forma navicular o acicular. Las diatomeas pennadas tienen un surco en medio de las valvas, llamado rafe, que segrega al exterior un mucílago citoplasmático que posibilita el movimiento de la diatomea por deslizamiento. Las diatomeas céntricas carecen siempre de rafe y no son móviles. A pesar de la correlación existente entre rafe y movimiento, el mecanismo detallado de deslizamiento de las diatomeas pennadas es aún desconocido. Las diatomeas céntricas tienen generalmente numerosos plástidos de pequeño tamaño, mientras que en las diatomeas pennadas los plástidos son más escasos y de mayor tamaño.

Las diatomeas normalmente son de color pardo, y durante años se clasificaron dentro del grupo de algas amarillodoradas, los crisófitos (Phylum Pr-4). Los crisoplastos (los plástidos de las diatomeas) contienen clorofila *a* y *c*, β-caroteno y xantofilas, incluyendo la fucoxantina, luteína y diatoxantina. La reserva nutricia de la fotosíntesis es, como en los crisófitos, la crisolaminarina.






**C** *Melosira* sp., una diatomea céntrica. (Dibujo de L. Meszoly.)




**D** Espermatozoide de *Melosira* sp. (Dibujo de L. Meszoly.)

No obstante, las diatomeas difieren grandemente de las algas amarillodoradas en aspectos como su ciclo vital, estructura celular y división celular.

Las diatomeas presentan una sexualidad avanzada. Como los animales, pasan la mayor parte de su ciclo vital en estado diploide y la meiosis tiene lugar justo antes de la formación de gametos haploides. Después de la fertilización, el zigoto diploide da lugar a una diatomea típica. Las diatomeas constituyen un grupo distintivamente natural y, a la luz de la información actual, es obligado situarlas en un *phylum* separado de los otros organismos que tienen plástidos dorados.

Las diatomeas céntricas comprenden cuatro grupos principales, reconocidos en este trabajo como órdenes: orden Discoides, que incluye el género *Thalassiosira,* diatomea colonial que irradia unos filamentos o setas de quitina que encadenan a las diatomeas individuales; orden Solenoides, cuyos miembros tienen forma cilíndrica alargada o subcilíndrica; orden Biddulfioides, cuyos miembros tienen forma de caja, con extrusiones en forma de cuernos y otros ornamentos en las tecas; y orden Rutilarioides, cuyos miembros tienen valvas naviculoides aunque mantengan una estricta simetría radial.

Las diatomeas pennadas se clasifican en cuatro grupos (aquí órdenes), según la presencia y el grado de desarrollo del rafe. El orden Arafídeas, comprende diatomeas que carecen de verdadero rafe; el orden Rafioideas, comprende diatomeas que muestran un rudimentario rafe; los miembros del orden Monorafídeas tienen un rafe bien desarrollado, sólo por uno de los lados; y los del orden Birafídeas tienen un rafe perfectamente diferenciado en cada una de las valvas.

Aunque las diatomeas pueden reproducirse sexualmente, la reproducción vegetativa por división mitótica en dos células hijas es más frecuente. Cada célula hija retiene una de las valvas del organismo paterno y produce luego una nueva valva que encaja en la heredada. Este comportamiento implica una gradual disminución de tamaño que a la larga es importante. Esta tendencia de las diatomeas a disminuir de tamaño es contrarrestada por la formación de auxosporas. Una auxospora no es en realidad una espora en el sentido de ser capaz de resistir en condiciones adversas, sino una diatomea desprovista de valvas y de mayor tamaño, que se forma cuando el protoplasma escapa al rígido caparazón. El tamaño de las auxosporas es característico para cada especie. Liberada de la inexorable secuencia de empequeñecimiento, la auxospora segrega, a continuación, dos nuevas valvas de mayor tamaño.

En las diatomeas pennadas, la formación de auxosporas se produce normalmente después de la fertilización y la formación del zigoto. Gametos masculinos haploides, con un único undulipodio apical, fertilizan protoplastos femeninos inmóviles. Las valvas frecuentemente se abren para facilitar la operación. El zigoto se convierte en la auxospora.

A continuación, la célula se reproduce asexualmenge por división mitótica. En las diatomeas céntricas, las auxosporas pueden formarse sin la intervención de meiosis ni fertilización.

# Pr-12 Feófitos

**(Algas pardas)**

Del griego *phaios*, pardo; *phyton*, planta.

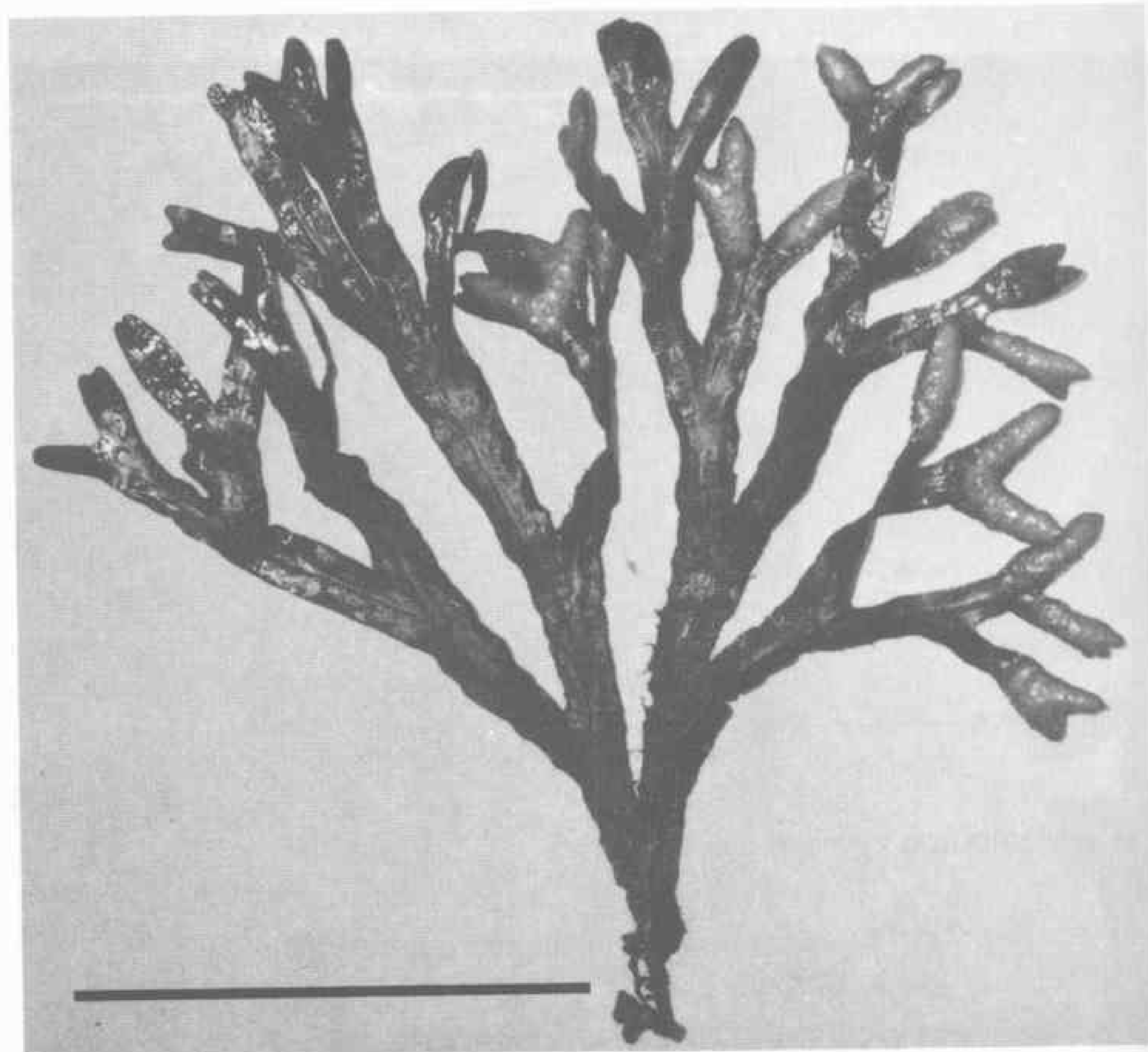
*Alaria*
*Ascophyllum*
*Chordaria*
*Cutleria*
*Dictyota*
*Ectocarpus*
*Fucus*
*Laminaria*
*Macrocystis*
*Nereocystis*
*Pelagophycus*
*Postelsia*
*Sargassum*
*Scytosiphon*
*Sphacelaria*
*Tilopteris*
*Zonaria*

Los feófitos son algas marinas de color pardo. Son los protoctistas de mayor tamaño; las algas del género *Laminaria*, por ejemplo, pueden tener 100 metros de longitud. Se han descrito cerca de 1500 especies, todas fotosintéticas. La mayoría de los feófitos viven en las costas rocosas de los mares, especialmente en las regiones templadas. Dominan en la zona intermareal, donde forman grandes praderas algales. Son los principales productores primarios en varias comunidades de animales invertebrados y microbios.

La reproducción, en este grupo, es principalmente sexual. Aunque los géneros difieren en pequeños detalles de su ciclo vital, la mayoría de feófitos siguen un mismo modelo. Forman óvulos y espermatozoides biundulipodiados, que tienen un undulipodio mastigonemado dirigido hacia adelante y otro liso hacia atrás. Así pues, la morfología de los espermatozoides de los feófitos se parecen a la de los *phyla* de algas heterocontas, los crisófitos (Phylum Pr-4) y los xantófitos (Phylum Pr-9); y, en realidad, se cree que las algas feofíceas evolucionaron a partir de las células unicelulares de los crisófitos. El óvulo fertilizado de los feófitos germina, normalmente en respuesta a unas determinadas condiciones de luz. Los rizoides se desarrollan en sentido opuesto a la fuente luminosa. El organismo diploide que se desarrolla a partir del óvulo fertilizado recibe el nombre de esporófito.

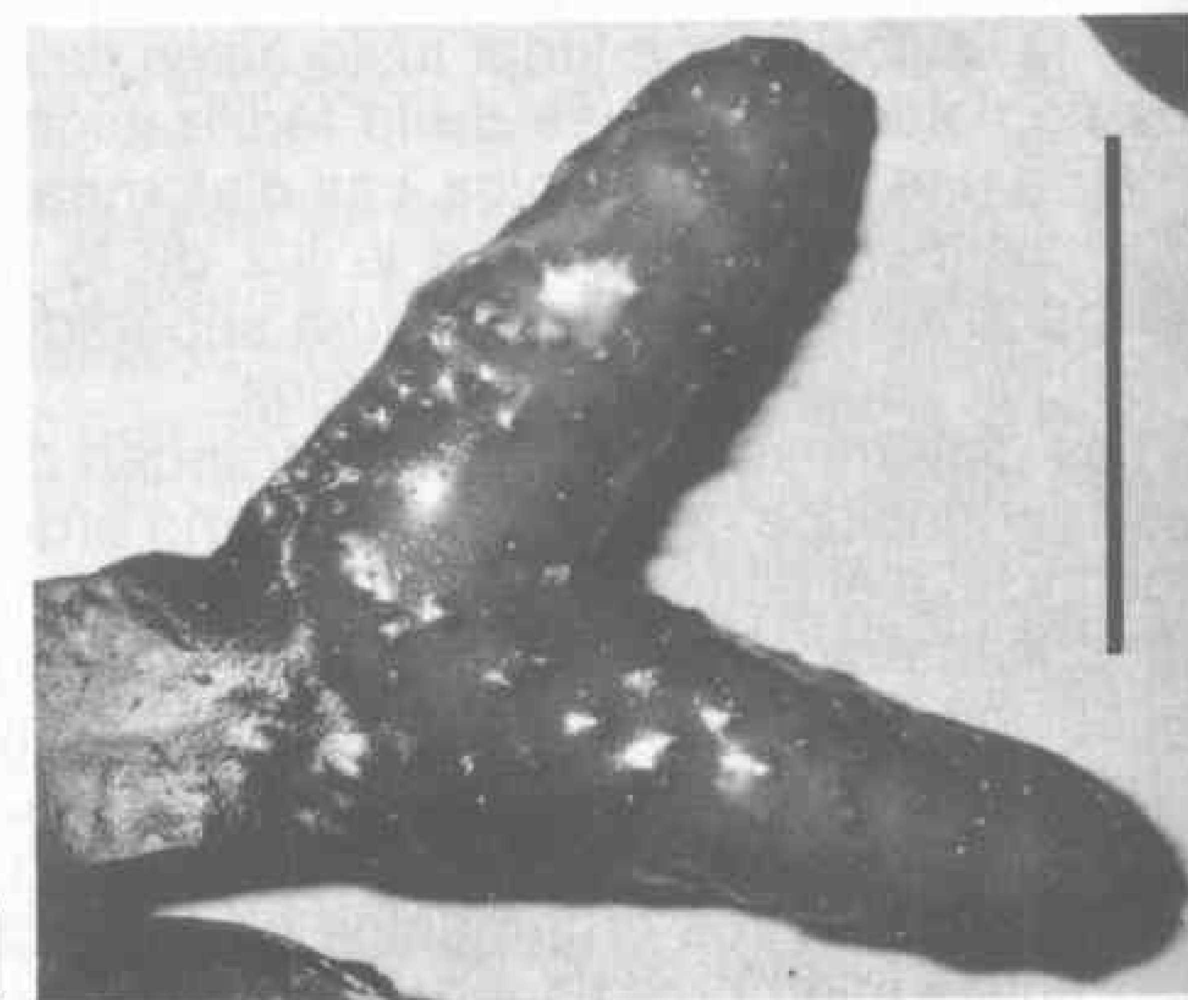
El esporófito se diferencia en una lámina («hojas»), un estípite («tallo»), y una zona de anclaje («raíz») y puede alcanzar un tamaño enorme. Sin embargo, estos talos de los feófitos no tienen la organización compleja que poseen los tejidos de las plantas superiores. Algunos desarrollan unos tubos conductores que transportan agua y productos de la fotosíntesis, generalmente manitol. No obstante, estos tubos son análogos, no homólogos, a los tubos conductores de las plantas. En la superficie de las láminas del esporófito se forman unos esporangios que liberan zoosporas, no gametos. Es posible que la meiosis tenga lugar antes de la liberación de las zoosporas. Aunque éstas tengan un aspecto parecido a los espermatozoides, las zoosporas no necesitan ser fertilizadas para desarrollar un organismo multicelular.

Algunas zoosporas dan lugar a un organismo masculino que más tarde producirá espermatozoides. Otras se convierten en «plantas» femeninas que producirán óvulos. Si la meiosis se ha realizado antes de la formación de las zoosporas, las «plantas» haploides que crecen a partir de las zoosporas se llaman gametófitos; y los gametófitos masculino y femenino producen espermatozoides y óvulos directamente en estructuras llamadas gametangios existentes en su tejido haploide. Los gametangios femeninos reciben el nombre de oogonios y los masculinos, anteridios. Estas estructuras son análogas, pero no homólogas, a estructuras similares en los rodófitos (Phylum Pr-13), clorófitos (Phylum Pr-15) y plantas, y con ello se ilustran las tendencias convergentes que tan comúnmente se encuentran en la morfología reproductiva de los protoctistas.



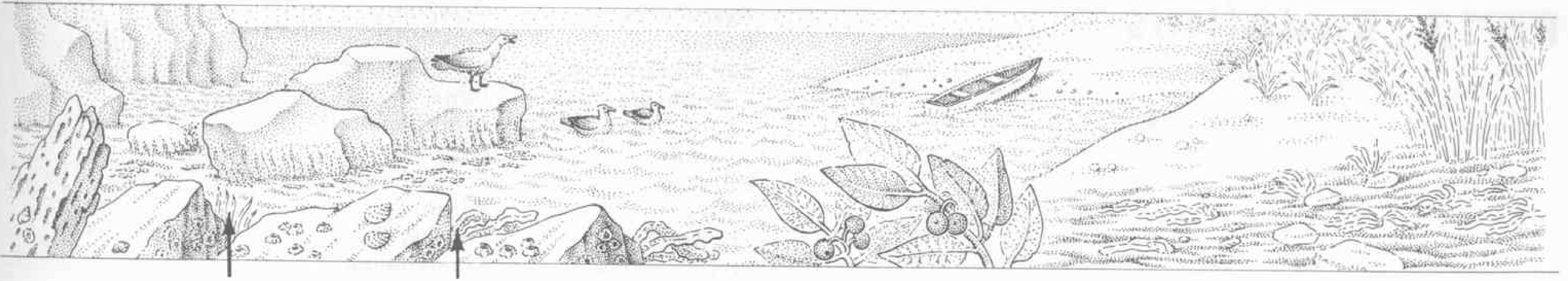


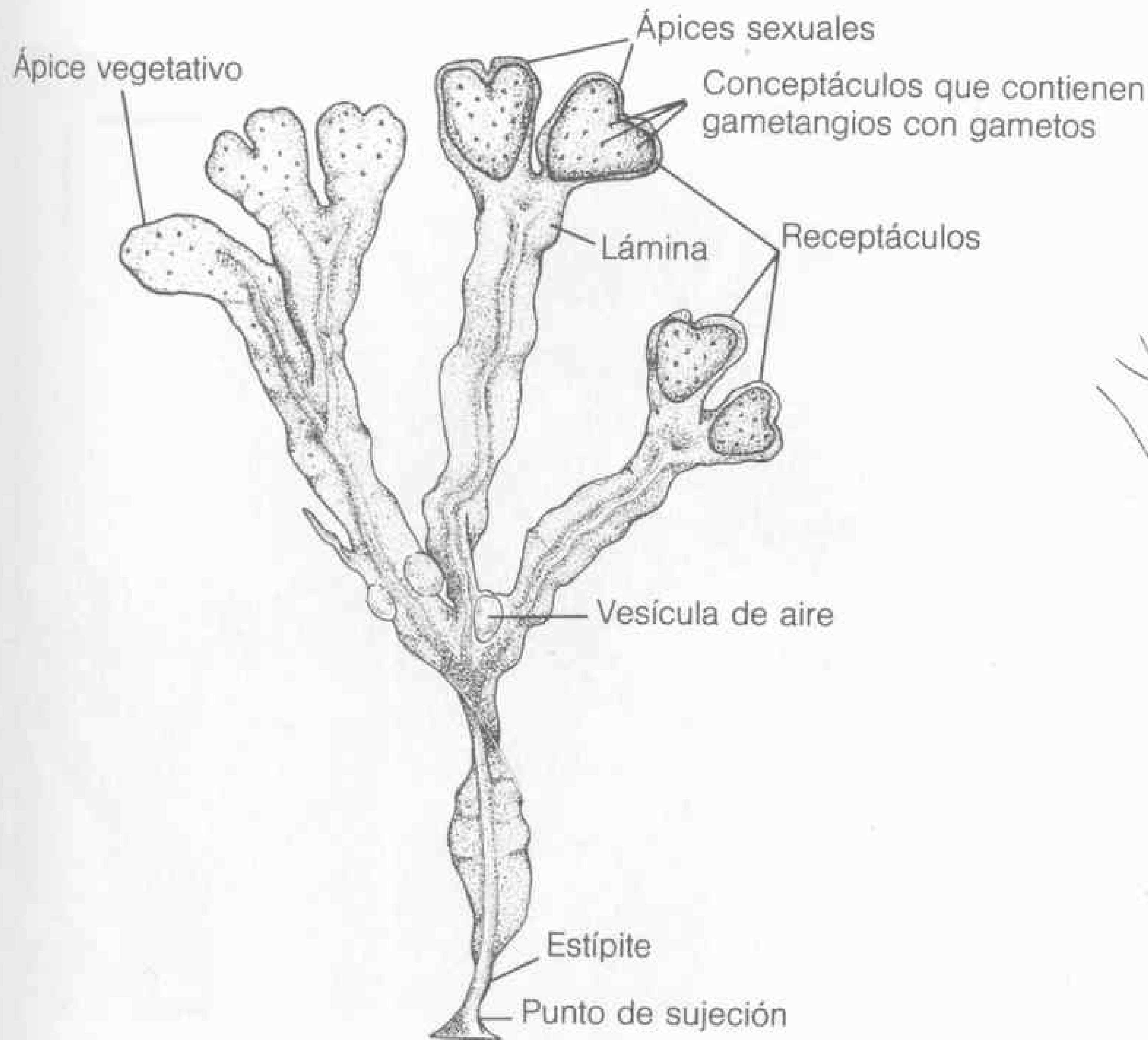
**A** Talo de *Fucus vesiculosus* obtenido de las rocas de la costa atlántica. Barra de referencia = 10 cm. (Cortesía de W. Ormerod.)

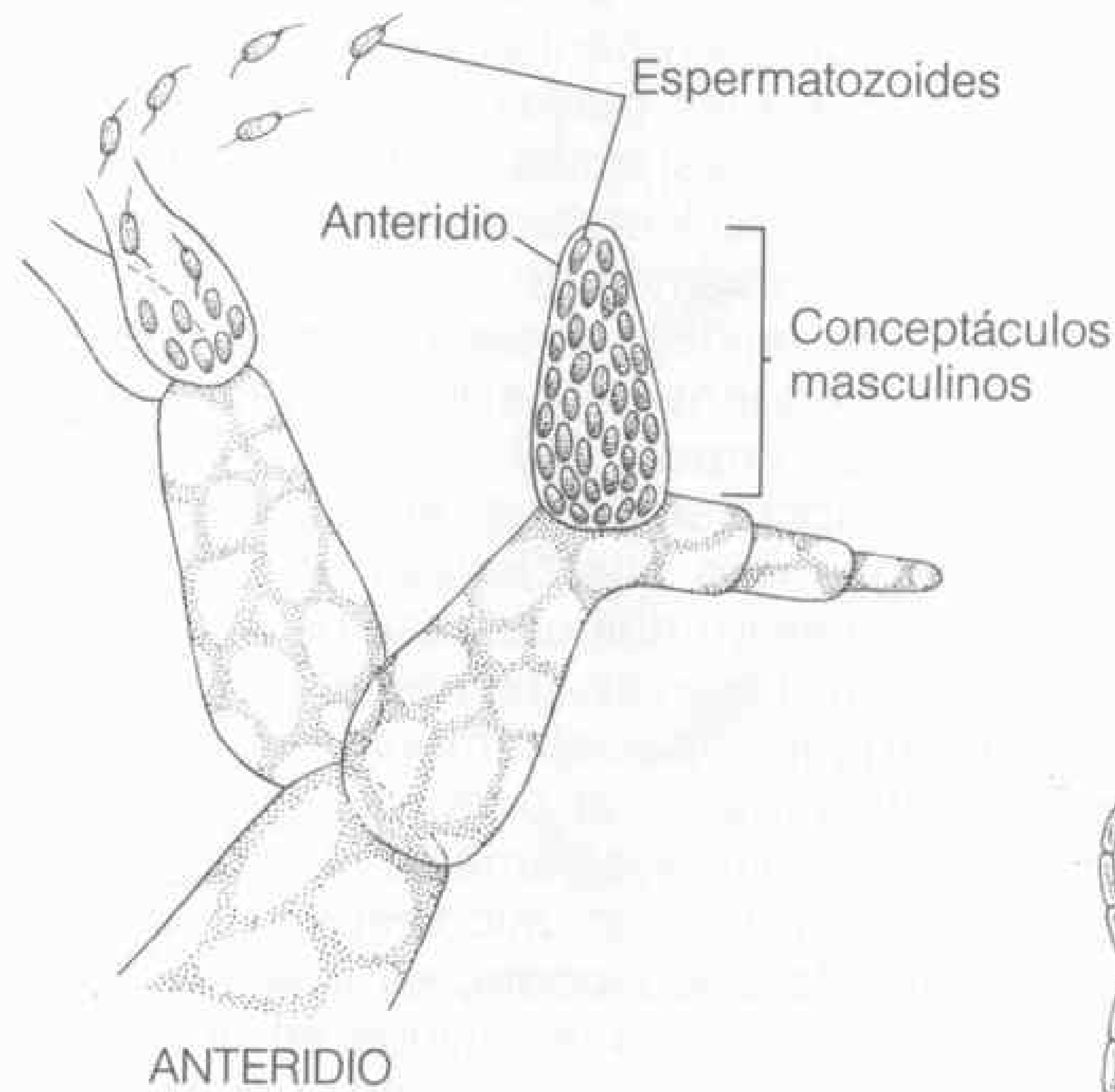


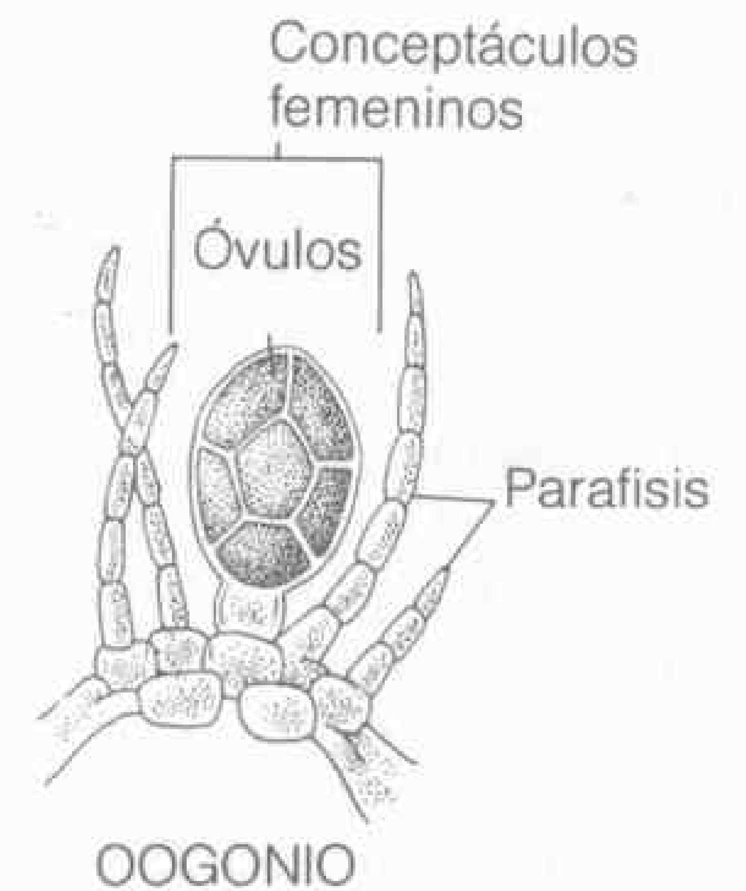


**B** Receptáculos en los ápices sexualmente maduros del talo de *Fucus vesiculosus*. Barra de referencia = 1 cm. (Cortesía de W. Ormerod.)






**C** Talo, anteridios y oogonio de *Fucus vesiculosus.* (Dibujos de R. Golder.)

La alternancia de generaciones haploide y diploide en los feófitos es análoga pero no homóloga a la alternancia de generaciones en los clorófitos y las plantas. En algunos feófitos, los gametófitos son indistinguibles de los esporófitos, exceptuando su número cromosómico. En otros, las generaciones son tan distintas que al principio se consideraron como organismos totalmente diferentes.

Los feófitos tienen un conjunto de pigmentos característico: sus plástidos, llamados feoplastos, contienen las clorofilas *a* y *c*, pero nunca la *b*. La fucoxantina es generalmente el principal derivado carotenoide. Esta xantofila es responsable del color marrón u oliváceo de su talo. El carbohidrato almacenado como reserva nutricia se denomina laminarina, en relación con el nombre del género *Laminaria.* Los feófitos también almacenan lípidos. Muchos feófitos tienen la capacidad de sintetizar elaborados compuestos orgánicos, llamados metabolitos secundarios. La utilidad de estas algas de rápido crecimiento como fuente de alimento, combustible y medicamentos está aún por determinar.

Aunque se encuentran típicamente bordeando las costas, algunas algas de este *phylum* forman enormes masas que flotan en el interior de los océanos, como el famoso género *Sargassum* del mar de los Sargazos. Estas masas forman el sustrato para el asentamiento de comunidades únicas de animales y microbios, y conducen a unas tasas de producción primaria en océanos abiertos mucho mayores de lo que serían en ausencia de los feófitos. En las costas de California se están llevando a cabo unos intentos de enraizar *Macrocystis* en masas flotantes de cuerda para incrementar la producción del océano.

Nuestro ejemplo, *Fucus vesiculosus,* es un alga muy común en las costas rocosas de los mares templados. Su talo es aplanado, y la ramificación se realiza en un solo plano, característica que se repite en otros miembros del orden Fucales. Se usa como productor de yodo. Los dos sexos pueden hallarse en la misma planta o en individuos separados. Los gametangios están contenidos en unos cuerpos oscuros, como manchas, llamados conceptáculos. Éstos están diseminados por la superficie de los llamados receptáculos (unos extremos abultados de la lámina, que tienen forma de corazón). En el conceptáculo femenino, cada oogonio produce 1, 2, 4 u 8 óvulos. Los oogonios que contienen óvulos maduros son liberados al agua, donde son fertilizados por los espermatozoides producidos en los anteridios de los conceptáculos masculinos.

# Pr-13 Rodófitos

## (Algas rojas)

Del griego *rhodos*, rojo; *phyton*, planta.

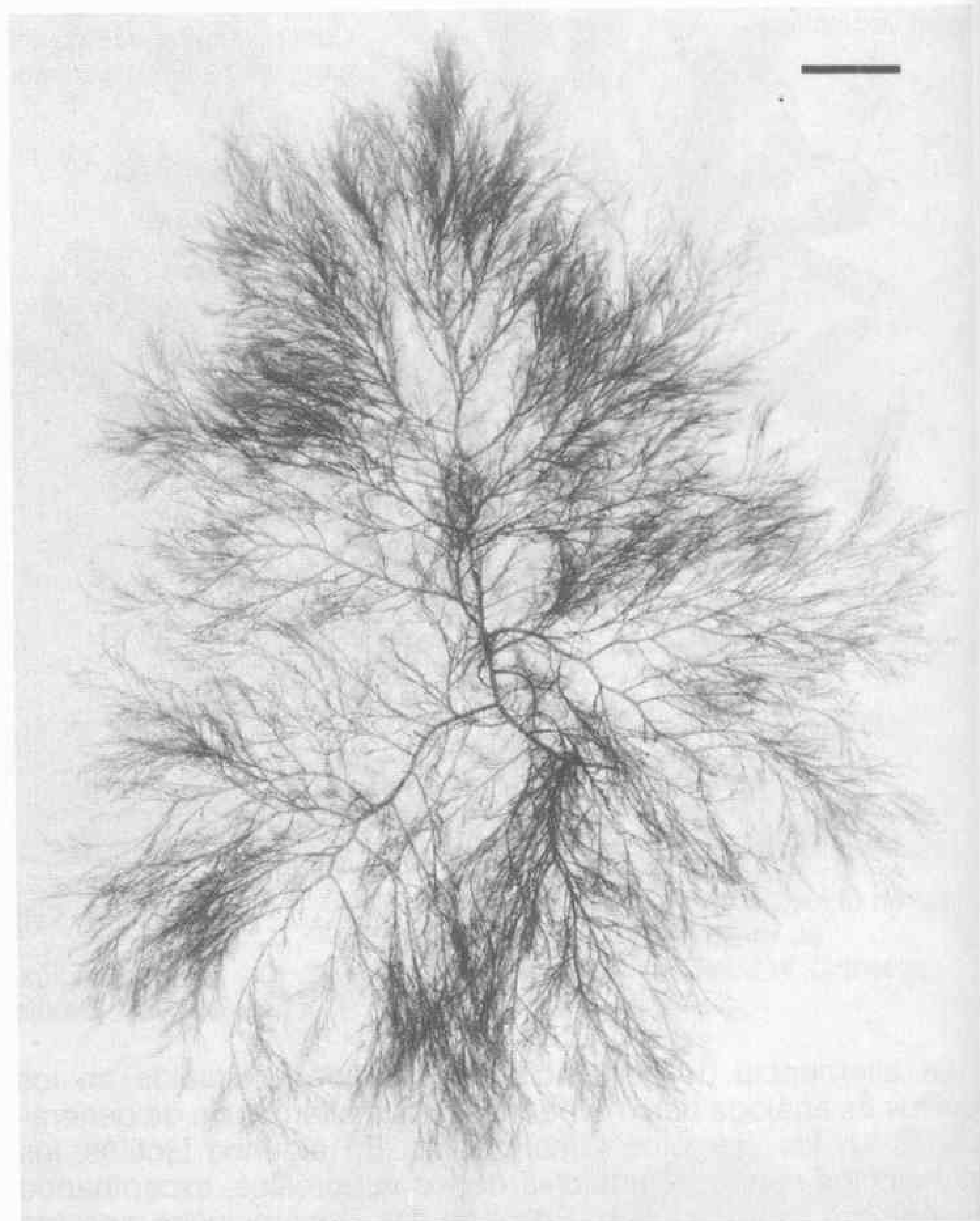
*Agardhiella*
*Bangia*
*Batrachospermum*
*Callophyllis*
*Chantransia*
*Chondrus*
*Corallina*
*Dasya*
*Erythrocladia*
*Erythrotrichia*
*Gelidium*
*Goniotrichum*
*Hildebrandia*
*Lemanea*
*Lithothamnion*
*Nemalion*
*Polysiphonia*
*Porphyra*
*Porphyridium*
*Rhodymenia*

Los rodófitos y los feófitos (Phylum Pr-12) son los protistas más complejos y de mayor tamaño. De todos modos, los rodófitos más grandes son algo menores y menos complicados que los mayores feófitos. Los rodófitos se encuentran comúnmente en el borde del mar y son de distribución cosmopolita. En los trópicos, particularmente, son abundantes en las playas y en las costas rocosas. Se conocen cerca de 4000 especies, marinas la gran mayoría de ellas. Hay dos clases: clase Florídeas y clase Bangiales. En la clase Florídeas, con organismos de mayor tamaño y mayor número de especies, los tejidos consisten en células interconectadas mediante unas pequeñas conexiones. En la clase Bangiales, estas conexiones son raras.

Las algas rojas forman un grupo natural, es decir, todas las especies muestran varios rasgos que caracterizan al *phylum*. Ninguna de ellas tiene undulipodios en ninguna fase de su ciclo vital, y sin embargo todas se reproducen sexualmente. La reproducción es oogámica: en un órgano especial femenino se forma un óvulo de gran tamaño. Este órgano, el oogonio, tiene una larga prolongación, que es receptora de los gametos masculinos. El anteridio, u órgano masculino, produce un único espermatozoide masculino que, por su falta de undulipodio, es incapaz de moverse. Después de que los gametos masculinos se liberen cerca del órgano femenino, uno como mínimo, alcanza el extremo de la prolongación femenina y se desliza hacia abajo para fertilizar al óvulo. La fisiología detallada de este proceso es, hasta ahora, desconocida.

Tras la fertilización puede realizarse inmediatamente una meiosis para formar esporas haploides o, alternativamente, puede no tener lugar la meiosis y entonces se producen unas esporas diploides, llamadas carposporas. Éstas se aglomeran frecuentemente formando haces de filamentos que se originan en el oogonio. En alguno de los ciclos vitales más elaborados, las carposporas se forman den un órgano especial (cistocarpo) que establece una conexión con el oogonio. Las carposporas de algunas especies desarrollan unas pequeñas y complejas «plantas» que contienen unos órganos llamados tetrasporangios. La meiosis se efectúa en los tetrasporangios, produciéndose cuatro tetrasporas que son liberadas al mar. Al germinar, producen un talo haploide que más tarde contendrá a los oogonios y anteridios. En algunas algas rojas son comunes ciclos vitales predominantemente haploides o con alternación de generaciones haploides y diploides. Sin embargo, los detalles de muchos de estos ciclos están aún por estudiar.

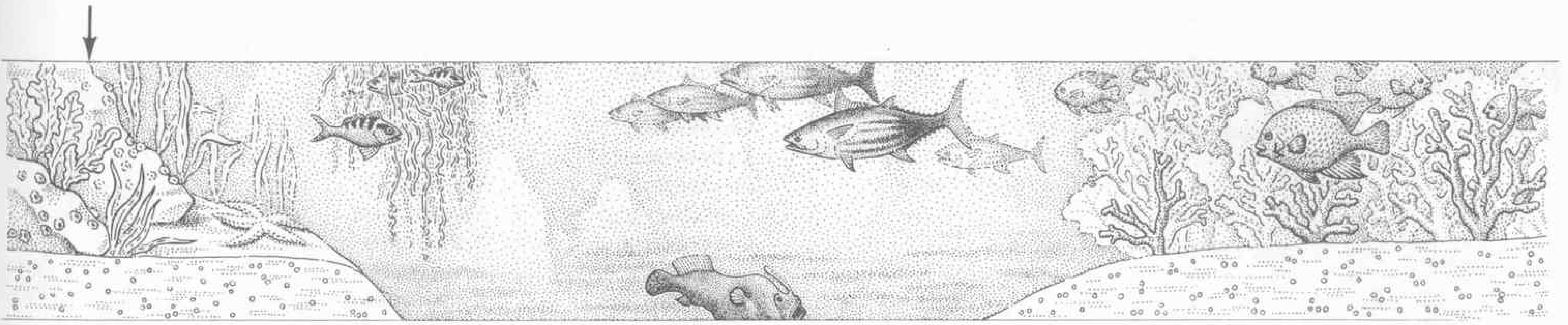
Todos los rodófitos tienen plástidos de color rojizo, llamados rodoplastos, que contienen clorofila *a* y ficobiliproteínas (las azuladas ficocianina y aloficocianina, y la rojiza ficoeritrina). Estas ficobiliproteínas contienen anillos porfirínicos abiertos muy parecidos en estructura molecular a los pigmentos biliares de los animales. Algunos son muy parecidos a las ficobiliproteínas de algunas cianobacterias (Phylum M-7). Todos los rodoplastos carecen de clorofila *b* y *c*. El producto de la fotosíntesis en los rodófitos es un polímero de tipo almidón, un polisacárido sólido llamado almidón de las florídeas.





**A** *Polysiphonia harveyi*, de las costas rocosas del océano Atlántico. Barra de referencia = 1 cm. (Cortesía de G. Hansen.)

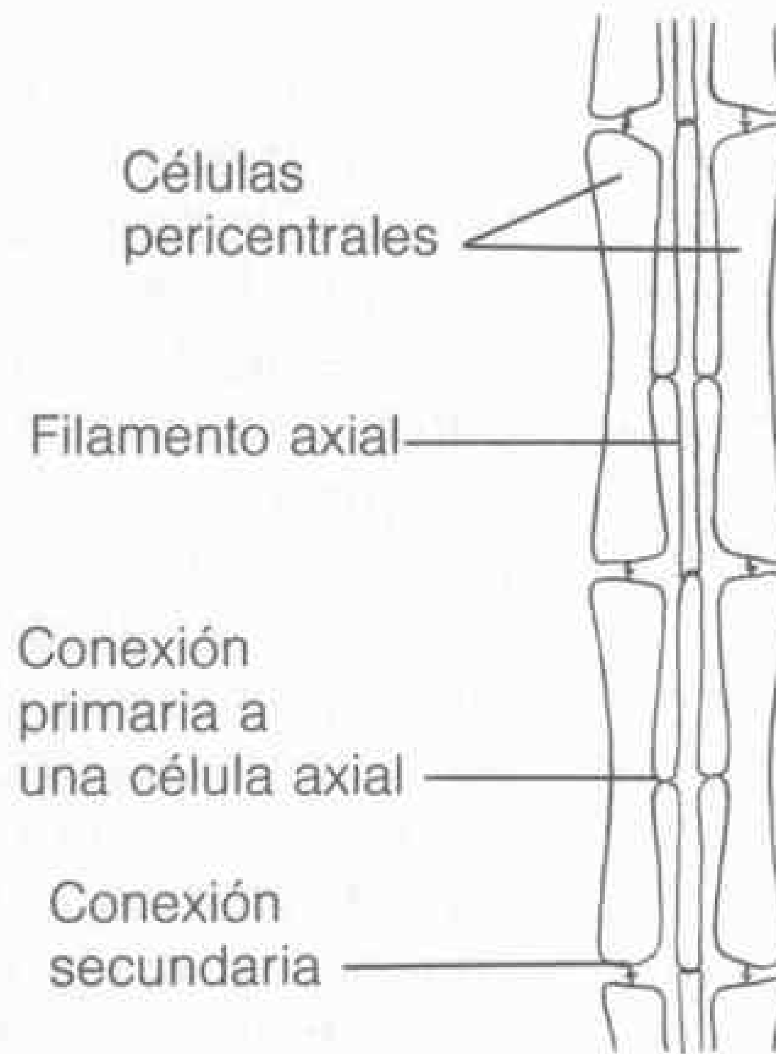
Muchas algas rojas tienen un recubrimiento de carbonato cálcico: *Lithothamnion* es un alga cuyo aspecto es más bien el de una incrustación rojiza sobre las rocas, y *Corallina* parece un árbol petrificado. Un mismo género puede tener especies calcificadoras y no calcificadoras. Su propensión a la calcificación ha

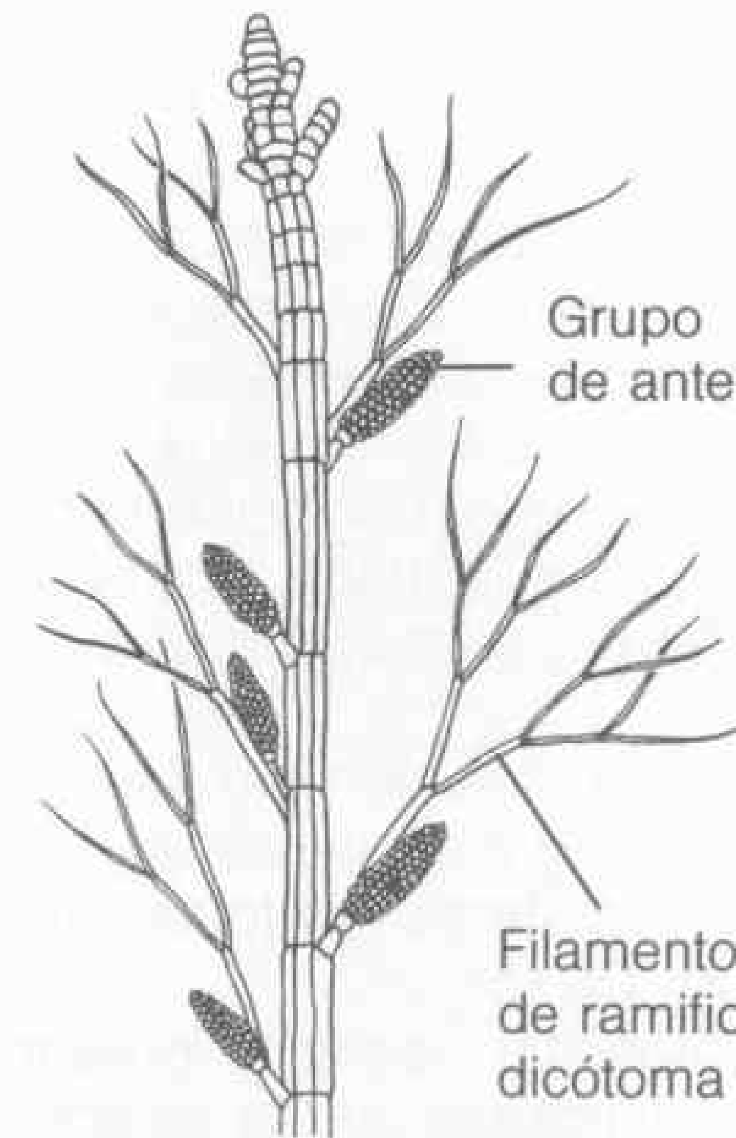


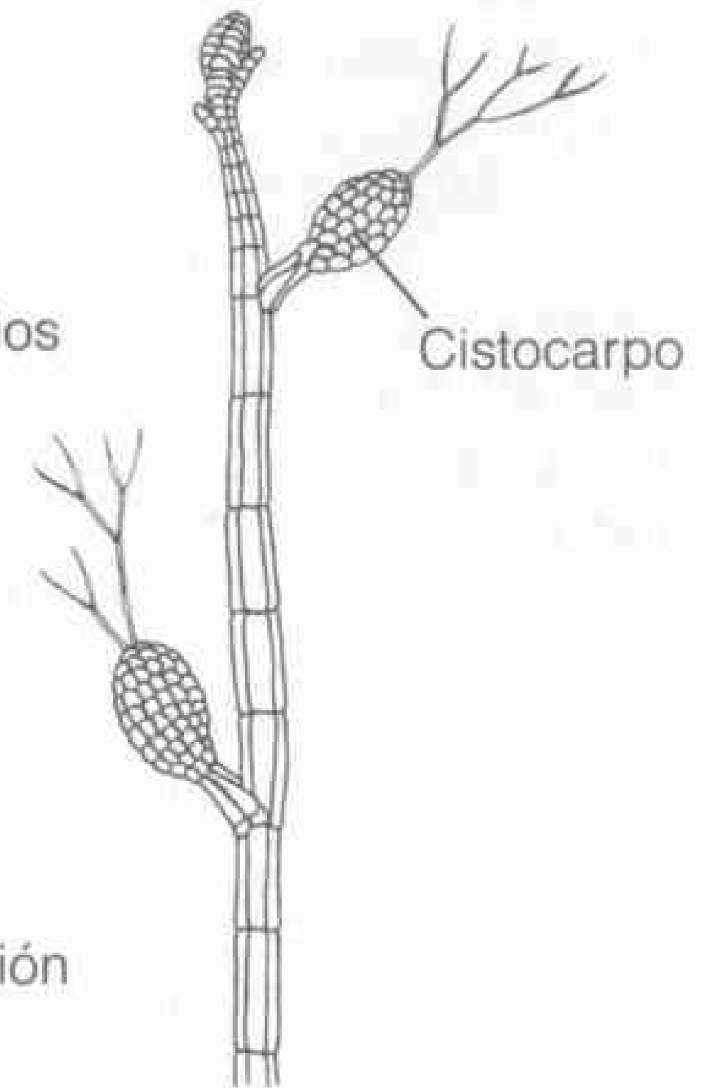


B Ápice del talo, en el que se muestran las células y las conexiones entre ellas. MO, barra de referencia = 0,1 mm. (Cortesía de G. Hansen.)






C Apices de talos estériles y sexualmente maduros. (Dibujos de R. Golder.)

producido un abundante registro fósil en este *phylum.* Las primeras formas de algas coralinas aparecen en el inferior Paleozoico.

Los rodófitos muestran un destacable paralelismo morfológico con otros grupos de algas: los crisófitos (Phylum Pr-4), los clorófitos (Phylum Pr-15) y los feófitos (Phylum Pr-12). Entre las diferentes formas posibles hay filamentos heterótricos *(Chantransia),* discos crustáceos *(Erythrocladia),* formas en cojinete *(Hildebrandia),* elaboradas estructuras erguidas *(Batrachospermum),* talos con gran parecido a tejidos vegetales *(Lemanea)* y formas de delicada ramificación *(Polysiphonia* y *Porphyra).* El agar-agar, sustancia utilizada como sustrato para el cultivo de colonias de microorganismos, se extrae de los rodófitos. Otros polisacáridos de estas algas son usados en la manufactura de helados y otros productos alimenticios. De todos modos, muchos rodófitos no son utilizados aún por el hombre.



D Apice de un talo masculino. (Dibujo de R. Golder.)

# Pr-14 Gamófitos

## (Algas conjugadas)

Del griego *gamos,* matrimonio; *phytum,* planta.

*Bambusina*
*Closterium*
*Cosmarium*
*Cylindrocystis*
*Desmidium*
*Gonatozygon*
*Genicularia*
*Hyalotheca*
*Mesotaenium*
*Micrasterias*
*Mougeotia*
*Netrium*
*Penium*
*Spirogyra*
*Staurastrum*
*Temnogyra*
*Zygnema*
*Zygogonium*

Los gamófitos son algas verdes. Tienen células simétricas, no hay undulipodios en ningún estadio de su ciclo vital, y sus cloroplastos son complejos y normalmente están alineados a lo largo del eje longitudinal de la célula. La mayoría de gamófitos tienen un núcleo grande y visible en cada célula. Se hallan en estanques, lagos y ríos; y no se han citado formas marinas. La reproducción puede ser asexual, en cuyo caso las células vegetativas haploides se dividen directamente; o puede ser sexual, y entonces se producen gametos ameboides iguales que se fusionan para formar un zigoto. Éste, generalmente, se convierte en una estructura resistente y conspicua llamada zigospora, de la que por medio de una meiosis zigótica emergen dos células algales haploides.

Por sus pigmentos, los gamófitos son similares a las demás algas verdes: tienen clorofila *a* y *b* y presentan una coloración verde hierba. Es por ello que frecuentemente se clasifican junto a los demás clorófitos (Phylum Pr-15).

El *phylum* de los gamófitos, tal como lo presentamos aquí, tiene dos clases: clase Euconjugadas (algas de conjugación verdadera) y clase Desmidioides (algas desmidiáceas).

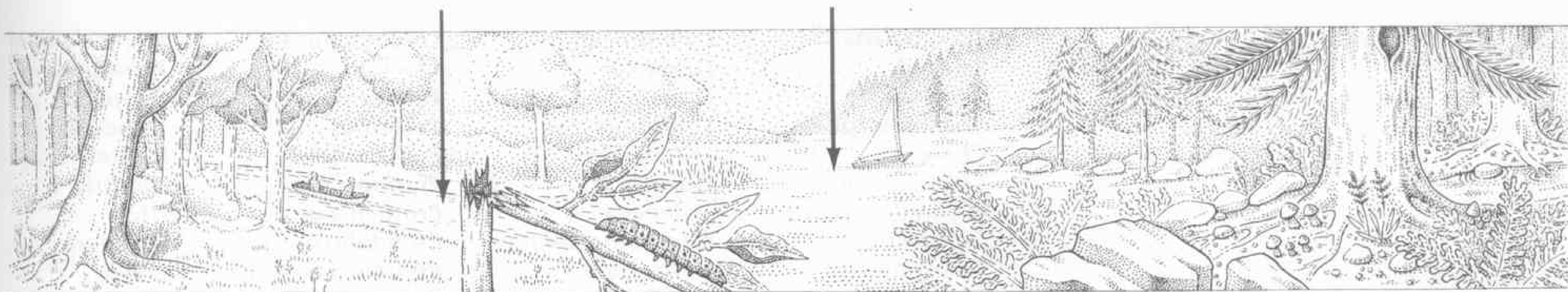
Las algas pertenecientes a la primera clase, que generalmente son formas filamentosas, se dividen en dos órdenes: orden Mesotaenioideae (con algas como *Cylindrocystis, Mesotaenium* y *Netrium*) y orden Zygnemoides, que contiene a las algas mejor estudiadas, entre ellas *Zygnema, Spirogyra* y *Mougeotia,* las cuales forman masas filamentosas compuestas por sus largos filamentos no ramificados en las aguas estancadas. En los géneros *Zygnema* y *Spirogyra,* el cloroplasto se halla enroscado helicoidalmente alrededor de toda la célula, que tiene una forma cilíndrica y alargada. En *Mougeotia,* el cloroplasto tiene forma de tonel y también ocupa toda la extensión de la célula. Estos organismos crecen rápidamente por mitosis y frecuentemente se desprenden fragmentos filamentosos que originarán nuevos filamentos, provocando así una proliferación algal en pocos días.

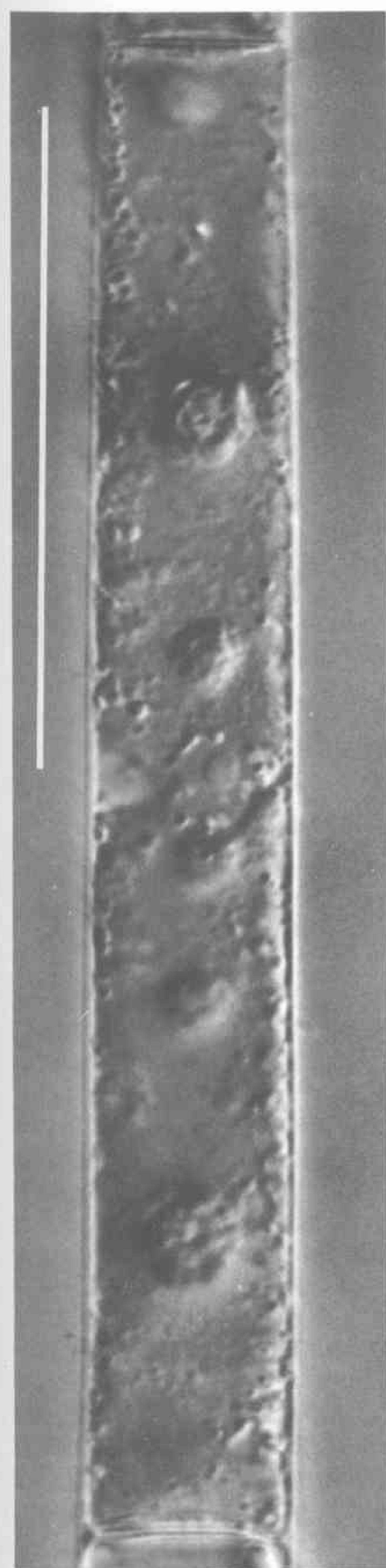
La reproducción sexual comienza con la alineación de dos filamentos lado a lado. A continuación, de cada célula crecen unas protuberancias que se unen para formar unos tubos de conjugación, los cuales conectan entre sí las células de filamentos opuestos. Las células del filamento «masculino», con cloroplasto incluido, pasan a través de estos tubos de conjugación para fusionarse con las células del filamento «femenino». El resultado de cada fusión es la formación de un zigoto de color oscuro, de contorno espinoso que se ubica en una cámara del filamento «femenino». Tras un período de letargo, los zigotos son liberados al agua, sufren una meiosis y germinan para producir nuevos filamentos haploides.

En nuestro sistema de clasificación dividimos la clase Desmidioideas en tres familias, el nombre de las cuales proviene del género más conocido de la familia: familia Peniáceas *(Penium),* familia Closteriáceas *(Closterium)* y familia Cosmariáceas *(Cosmarium).* Esta clase contiene varios miles de especies. La mayoría de ellas son células individuales, o de modo más preciso, son pares de células cuyos citoplasmas se unen a través de un istmo (en griego *desmos* significa enlace). En el istmo se ubica el único y compartido núcleo. Algunas algas desmidioideas son coloniales. En muchas de ellas los cloroplastos son lobulados o tienen forma palmeada, con expansiones desde el centro a la periferia de la célula. La capa exterior de la pared celular se halla normalmente decorada con espinas, bolitas, gránulos y otras protuberancias formando hermosos dibujos. Esta capa se compone de celulosa y sustancias pécticas y, en muchos casos, se halla impregnada de hierro y sílice. Por otro lado, la capa interior se compone únicamente de celulosa y no presenta un modelado como la exterior, al menos a los aumentos que proporciona el microscopio óptico.

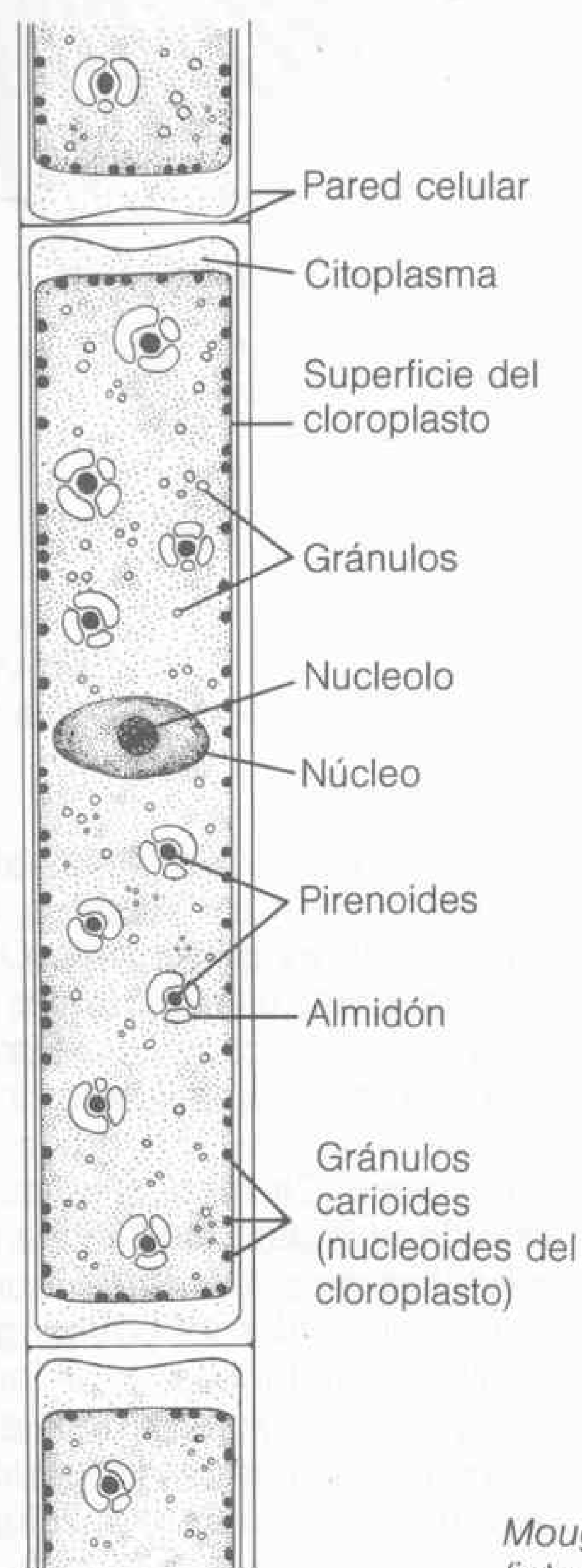
La capa más periférica de la célula desmidioidea es una vaina mucilaginosa, que tanto puede ser muy delgada como muy gruesa y bien desarrollada, y que es segregada por los poros de la pared celular. Se cree que el lento movimiento de deslizamiento de estas células es producido por la secreción de esta sustancia mucilaginosa.

En el típico ejemplo de alga desmidioidea, las dos hemicélulas son imágenes especulares y cada una de ellas tiene su propio cloroplasto y núcleo. En la reproducción asexual, simplemente se separan las dos mitades, y cada una de ellas desarrolla posteriormente la parte que le falta. En la conjugación sexual, también se separan las dos mitades, el protoplasma se desprende de su caparazón y se fusiona, bien con el de la otra media célula, bien con otros protoplasmas liberados de otras células. Se forma luego un zigoto de color oscuro, con la superficie erizada de espinas que recuerda los zigotos de las algas de la clase Euconjugadas y los de los zigomicetes (Phylum H-1). En una especie, *Desmidium cylindricum,* solamente se desprende el protoplasma de una de las mitades (digamos «masculina») y la conjugación tiene lugar dentro del caparazón de la otra mitad («femenina») donde permanecerá alojado el zigoto.

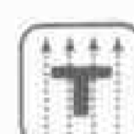


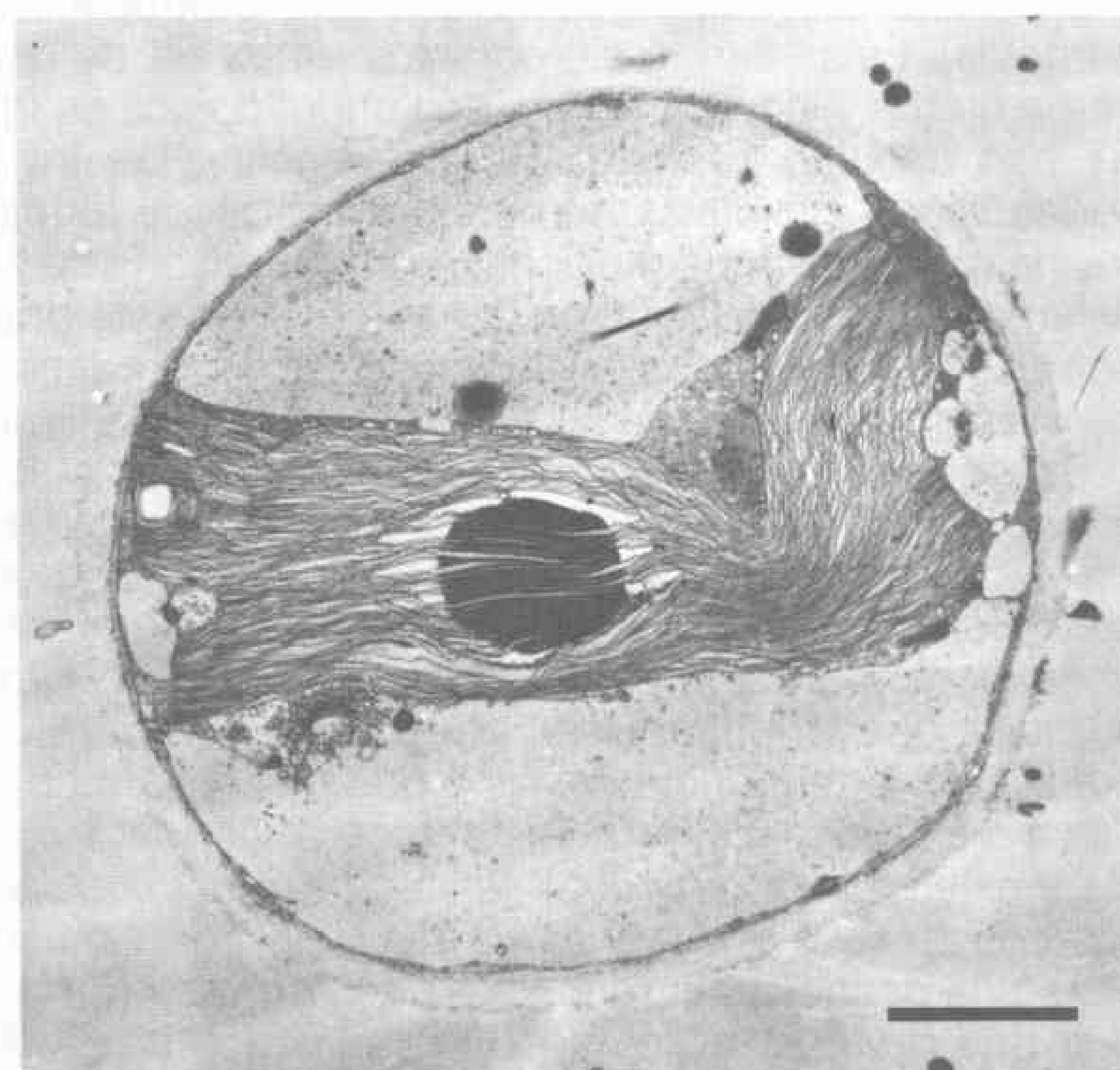


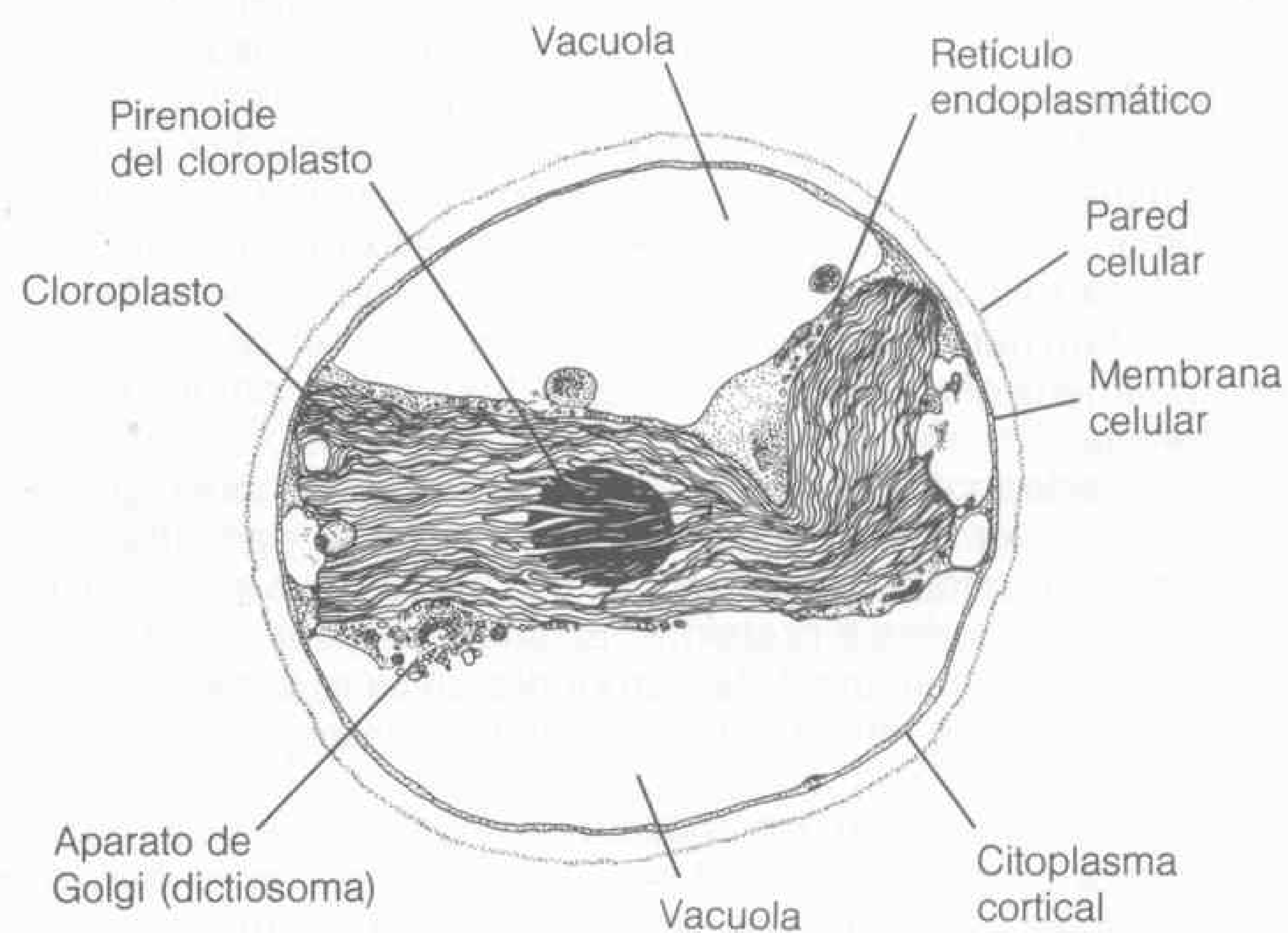





SECCIÓN LONGITUDINAL








SECCIÓN TRANSVERSAL

*Mougeotia* sp., una alga verde de agua dulce. A la izquierda: MO (interferencia diferencial), barra de referencia = 100 µm. A la derecha, MET, barra de referencia = 5 µm. [Fotografías por cortesía de N. S. Allen (izq.) y K. Klein y E. Wagner, *Photochemistry and Photobiology*, 27 (1978), 137-140 (der.). Dibujos de R. Golder (izq.) y D. Salmon (der.).]

# Pr-15 Clorófitos

Del griego, *chloros,* verde amarillo; *phyton,* planta.

*Acetabularia*
*Bryopsis*
*Caulerpa*
*Chaetomorpha*
*Chara*
*Chlamydomonas*
*Chlorella*
*Chlorococcum*
*Chlorodesmis*
*Cladophora*
*Codium*
*Cylindrocapsa*
*Derbesia*
*Dunaliella*
*Enteromorpha*
*Fritschiella*
*Gonium*
*Halimeda*
*Lamprothamnium*
*Microspora*
*Nitella*
*Nitellopsis*
*Oedogonium*
*Oocystis*
*Pandorina*
*Penicillus*
*Platymonas*
*Prasinocladus*
*Protococcus*
*Pseudobryopsis*
*Pseudotrebouxia*
*Pyramimonas*
*Spongomorpha*
*Stigeoclonium*
*Tetraspora*
*Tolypella*
*Trebouxia*
*Udotea*
*Ulothrix*
*Ulva*
*Urospora*
*Volvox*

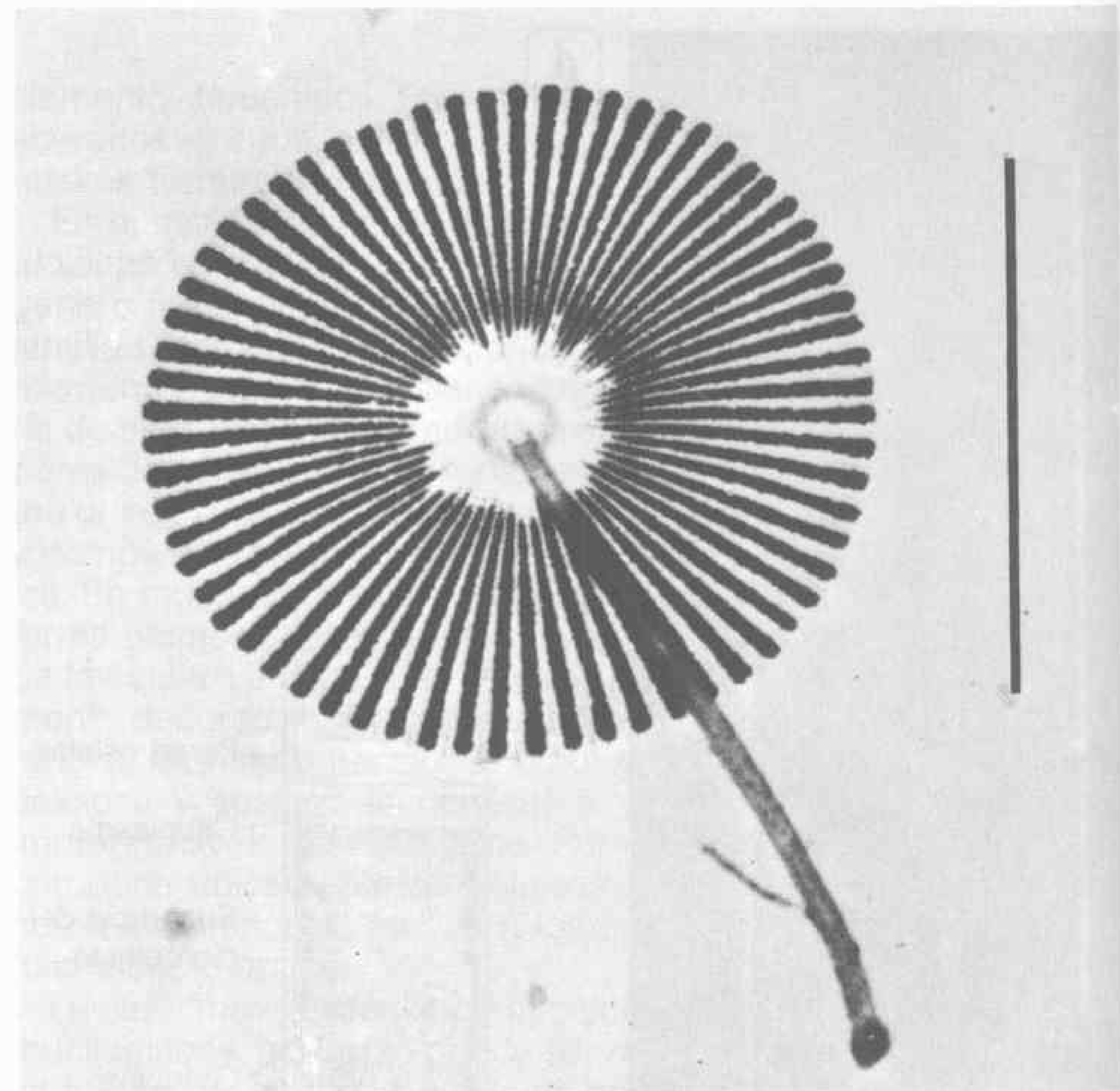
Los clorófitos son algas verdes que producen zoosporas (o gametos). Éstas tienen cloroplastos en forma de copa, de color verde hierba y, como mínimo, dos undulipodios de igual longitud. Se han descrito cerca de 7000 especies. Dentro del *phylum,* varias líneas evolutivas han conducido desde formas unicelulares hasta organismos multicelulares. La mayoría de los botánicos están de acuerdo en que en algún punto de este grupo extremadamente diverso se hallan los organismos predecesores de las plantas superiores.

En este libro, el *phylum* Clorófitos excluye a los gamófitos (Phylum Pr-14) que carecen de undulipodios, pero agrupa a los sifonales, charales y prasinófitos con las algas clorófitas *sensu stricto,* debido a que todas ellas, algas verdes, tienen undulipodios en algún estadio de su ciclo vital. Aunque ésta es una distribución un tanto arbitraria, tiene la ventaja de poner de manifiesto la tendencia de las algas unicelulares biundulipodiadas a dar lugar a clases de «plantas acuáticas» de gran coherencia y extensión, y muy complejas tanto morfológicamente como reproductivamente. Algunas de ellas son, como mínimo, resistentes a una desecación periódica y, en este sentido, la hipótesis de que una o varias de estas algas sean los progenitores de las plantas terrestres parece incontrovertible.

Los clorófitos constituyen uno de los principales componentes del fitoplancton. Se ha estimado que fijan más de mil millones de toneladas de carbono al año en los océanos y masas de agua continental. Sus cloroplastos tienen un color verde hierba y contienen clorofila *a* y *b,* así como derivados carotenoides como la astaxantina, cantaxantina, flavoxantina, loraxantina, neoxantina, violaxantina (que tiende a convertirse en zeaxantina cuando las algas desarrolladas en la oscuridad se iluminan de pronto) y la xantofila equinenona. La mayoría de clorófitos almacenan almidón (polímero glucósico con enlaces tipo $\alpha$-1-4) como reserva alimenticia.

Las paredes celulares de las algas verdes, al igual que las de las plantas terrestres, se componen de celulosa y pectinas, o de polímeros de xilosa (en *Bryopsis* y *Caulerpa*), o manosa (en *Acetabularia*) ligados a proteínas. En muchos géneros, las paredes tienen incrustaciones de carbonato cálcico, sílice, y menos frecuentemente de otros minerales como, por ejemplo, óxidos de hierro.

La reproducción sexual se halla muy difundida en este grupo y se observa una tendencia, desde la isogamia, en la que dos gametos móviles se unen y fusionan, hacia la oogamia, en la que un óvulo inmóvil de gran tamaño es fertilizado por un espermatozoide móvil y de pequeño tamaño. La morfología del espermatozoide es muy parecida a la de algunas células individuales adultas (como *Chlamydomonas* y *Dunaliella*), a la de las zoosporas, o a la de los isogametos de muchas especies del *phylum.* En el género *Acetabularia,* el producto de la fertilización es un zigoto diploide que sufre meiosis inmediatamente, para así reconstituir el estado haploide del ciclo vital.



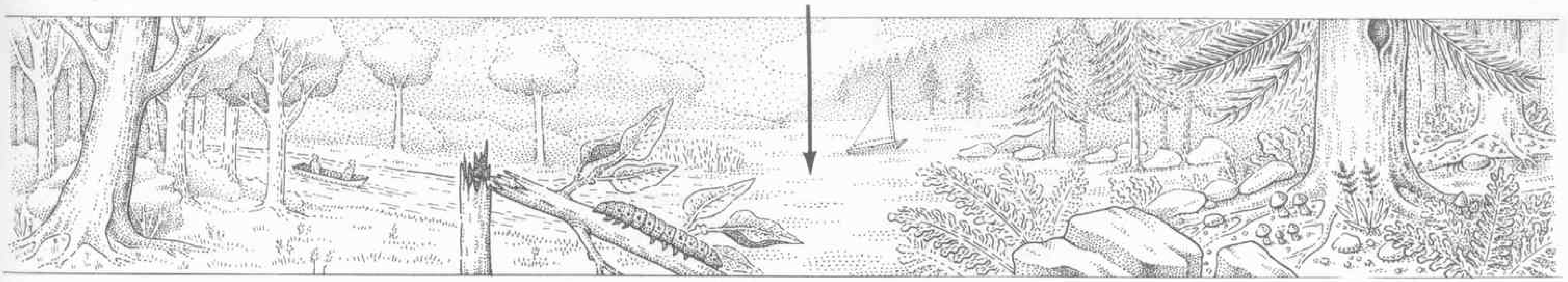


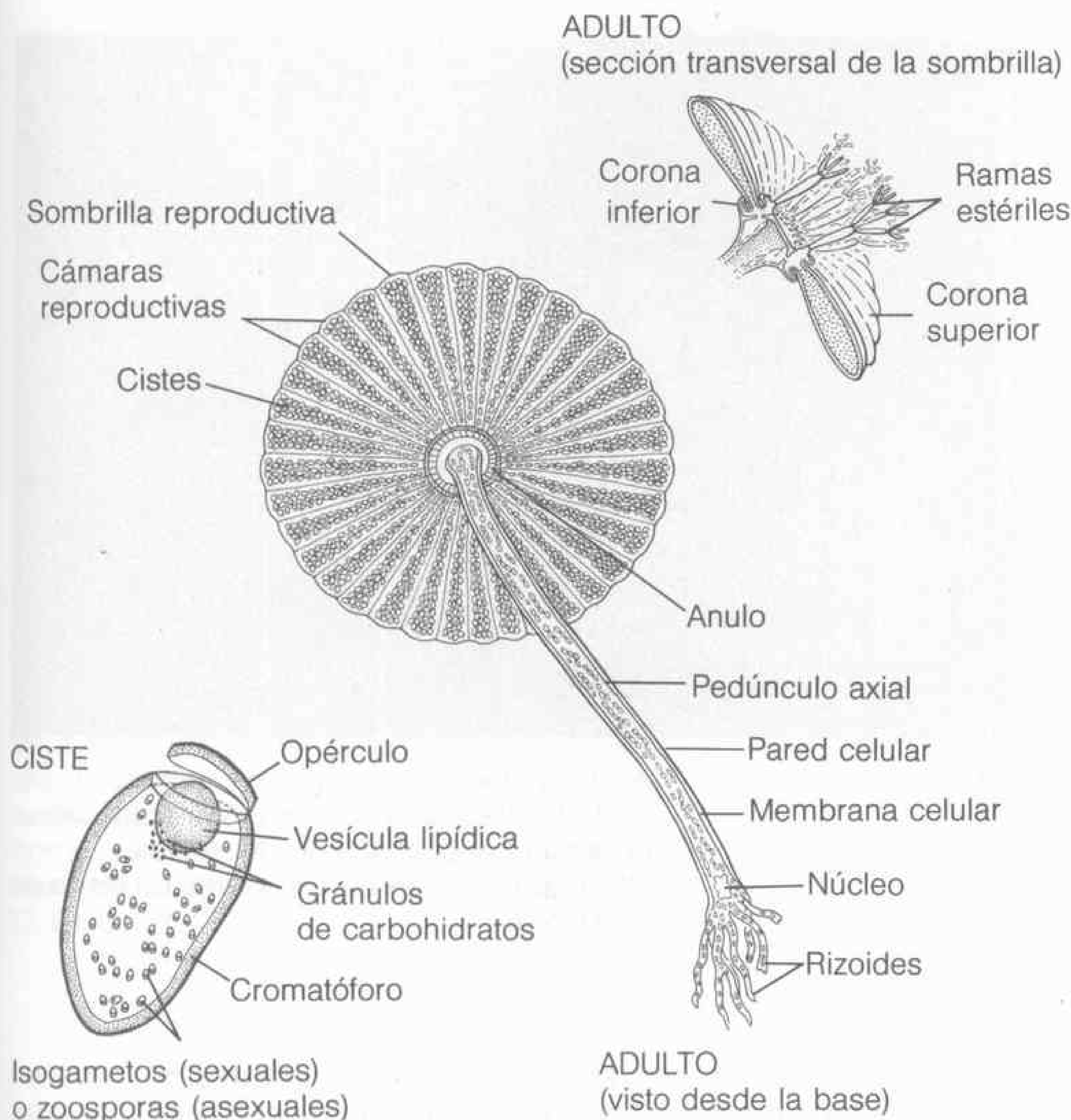
**A** *Acetabularia mediterranea,* una alga del mar Mediterráneo. Barra de referencia = 1 cm. (Cortesía de S. Puiseux-Dao.)

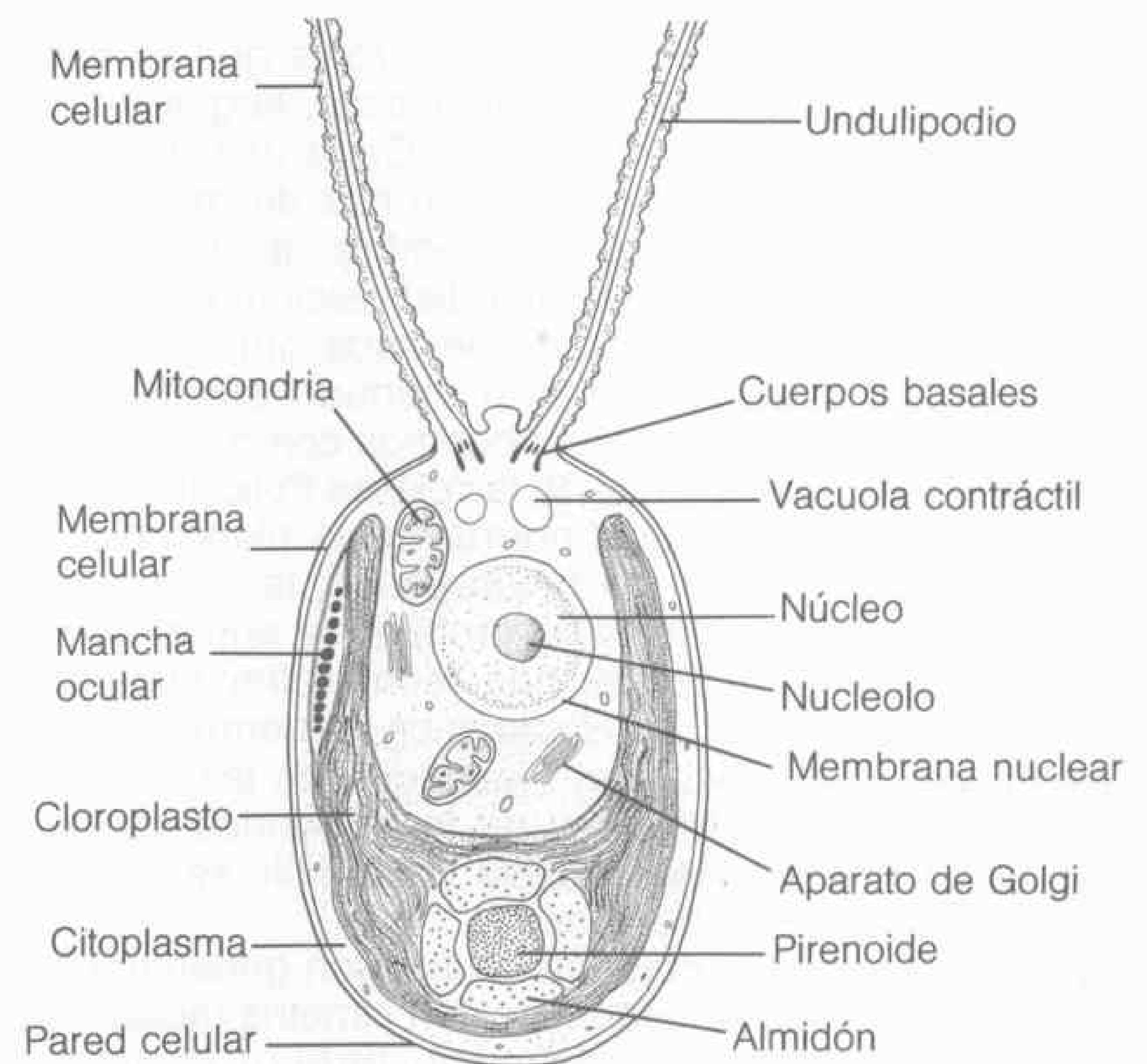
En el *phylum* Clorófitos, tal como se presenta aquí, hay nueve clases: clase Clorococales, clase Volvocales, clase Ulotricales, clase Oedogoniales, clase Quetoforales, clase Cladoforales, clase Sifonales, clase Carales y clase Prasinoficales. Dentro de cada clase (excepto la última) se pueden observar tendencias desde formas unicelulares hasta varios tipos de colonias complejas.

La clase Clorococales es muy diversa y probablemente se trate de una clase polifilética, dentro de la cual se han reconocido ocho familias. Las más conocidas son la familia Clorococáceas, con *Chlorococcum,* género corticícola muy ubicuo; y la familia Clorelláceas, que incluye especies libres o simbiontes del género *Chlorella.* Las algas del género *Chlorella* son las malas hierbas de los laboratorios. Frecuentemente se han usado para estudios sobre la fisiología de la fotosíntesis. Otra familia de esta clase es la familia Hidrodictiáceas, que contiene algas que forman las llamadas «redes acuáticas».

La clase Volvocales incluye el género *Chlamydomonas,* que es probablemente el protoctista mejor conocido en cuanto a aspec-






**B** *Chlamydomonas* tiene una estructura similar a las zoosporas de *Acetabularia* (Dibujos de L. Meszoly.)

tos como el control genético del apareamiento, tipos de undulipodios, fotosíntesis y metabolismo mitocondrial.

La clase Ulotricales contiene géneros filamentosos *(Microspora* y *Cylindrocapsa)* o taloides (*Ulva* o lechuga de mar, y la muy extendida forma estuarina *Enteromorpha*).

Los organismos de la clase Oedogoniales producen zoosporas con un anillo de undulipodios muy peculiar. Tienen un sistema de división celular muy particular y un elaborado estilo de reproducción sexual. La relación entre *Oedogonium* y otros géneros de la clase con los demás clorófitos no se conoce bien. Puede ser que evolucionaran a partir de la clase Ulotricales.

Las algas de la clase Quetoforales pueden ser ramificadas (como *Cladophora* y *Spongomorpha*) o no ramificadas (como *Urospora* y *Chaetomorpha*) y se componen normalmente de células alargadas y multinucleadas.

La clase Sifonales comprende varias especies de algas marinas comunes como *Codium* y *Acetabularia.* Varias de ellas son de tamaño relativamente grande pero todas ellas son sincitiales: no se forman membranas celulares, y así, varios millones de núcleos y cloroplastos comparten el mismo citoplasma.

Las algas de la clase Carales son multicelulares y viven en aguas dulces o salobres. Sus células son alargadas y pueden ser uninucleadas o multinucleadas. *Chara* y *Nitella,* delicadas algas de las aguas dulces estancadas, son organismos muy apreciados como instrumentos de experimentación.

Los organismos de la clase Prasinoficales, o prasinófitos, son unicelulares y difieren de modo importante de las especies de las demás clases. Carecen de los típicos gametos de los clorófitos y también su ciclo vital es diferente. Asimismo, su estructura celular no se parece al típico modelo de los clorófitos. A título de ejemplo, los prasinófitos tienen una invaginación interior de la que emergen cuatro undulipodios y tienen escamas en su superficie celular. Únicamente unos pocos géneros han sido descritos, entre ellos *Platymonas,* un simbionte en los tejidos del platelminto fotosintético *Convoluta roscoffensis.* Parece probable que un estudio más profundo de estos protistas verdes revelaría su categoría de *phylum*.

# Pr-16 Actinópodos

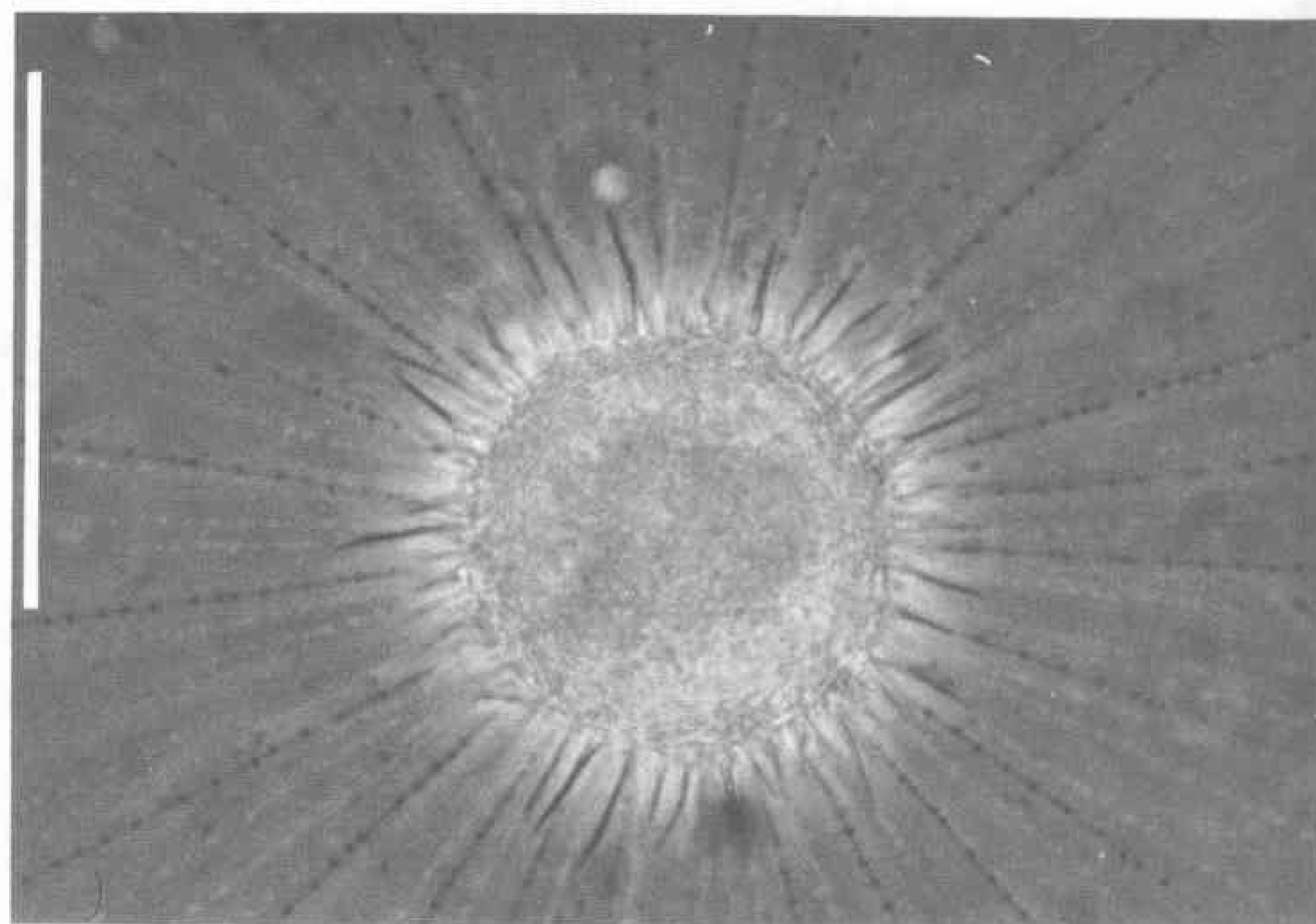
Del griego *actinos,* rayo; *pous,* pie.

*Acantharia*
*Acanthocystis*
*Acanthometra*
*Actinophrys*
*Actinosphaerium (Echinosphaerium)*
*Challengeron*
*Ciliophrys*
*Clathrulina*
*Collozoum*
*Heterophrys*
*Pipetta*
*Sticholonche*
*Thalassicola*
*Zygacanthidium*

Los actinópodos son protistas heterótrofos que se distinguen por tener unas extrusiones citoplasmáticas, largas y delgadas, que reciben el nombre de axópodos. Cada una de estas finas extensiones se halla sostenida por un haz de microtúbulos. El grupo de microtúbulos recibe el nombre de axonema. Cada axonema tiene frecuentemente una disposición de microtúbulos bastante elaborada, característica de cada grupo de actinópodos, y, además, éstos se hallan a menudo entrelazados. Hay cuatro grupos que nosotras reconocemos como clases: los actinópodos marinos planctónicos de las clases Policistinos y Feodorios; los actinópodos marinos, normalmente planctónicos, de la clase Acantarios; y un grupo heterogéneo, la clase Heliozoos, principalmente compuesta por microbios de aguas dulces. Las dos o tres primeras clases se han reunido frecuentemente en una clase u orden único: los Radiolarios. Sin embargo, estudios al microscopio electrónico han mostrado que las clases de los acantarios, de los policistinos y de los feodorios son el resultado de una convergencia evolutiva y que sólo se hallan remotamente relacionadas entre ellas.

Los organismos de la clase Acantaria son generalmente esféricos y tienen un peculiar esqueleto con simetría radial compuesto de varillas de sulfato de estroncio ($SrSO_4$) cristalizado. Su esqueleto tiene normalmente 10 espinas diamétricas (20 espinas radiales), llamadas espículas, que se insertan siguiendo una norma precisa, la ley de Müller, descubierta por Johannes Müller en el siglo XIX. La célula típica de los acantarios puede ser concebida como un globo de cuyo centro irradian las espículas y perforan su superficie a unas longitudes y latitudes fijas. Si hay 20 espículas, se distribuyen en cinco cuartetos, uno «ecuatorial», dos «polares» y dos «tropicales» que perforan la superficie a las latitudes 0 º, 30 ºN, 30 ºS, 60 ºN y 60 ºS. Para los cuartetos ecuatoriales y polares, las longitudes de los puntos de perforación son 0º, 90ºO, 90ºE, 180º; y para los cuartetos tropicales, 45ºO, 45ºE, 135ºO y 135ºE. Incluso los acantarios que no tienen la forma globular general conservan estrictamente estas orientaciones, aunque algunas espículas son más gruesas o más largas que las otras. Algunas especies tienen más de 20 espículas, incluso varios centenares, pero se hallan siempre agrupadas según alguna variante de la ley de Müller.

En el organismo acantario se distinguen distintas capas. La capa más interior es la masa central de la célula; es muy granulosa y contiene varios pequeños núcleos celulares. Inmediatamente alrededor de la masa central se encuentra un delicado y perforado retículo de microfilamentos que recibe el nombre de membrana de la cápsula central. A través de esta membrana, la masa central proyecta hacia el exterior varios tipos de extrusiones citoplasmáticas: vainas citoplasmáticas que envuelven a las espículas, reticulópodos (pseudópodos interconectados a modo de retículo y que carecen de axonema), filópodos (pseudópodos muy finos con uno o muy pocos microtúbulos para mantenerlos rígidos), y cierto número de axópodos (normalmente 54, pero en algunos casos pueden llegar a superar varios centenares) que se originan en unos axoplastos situados entre las espinas.



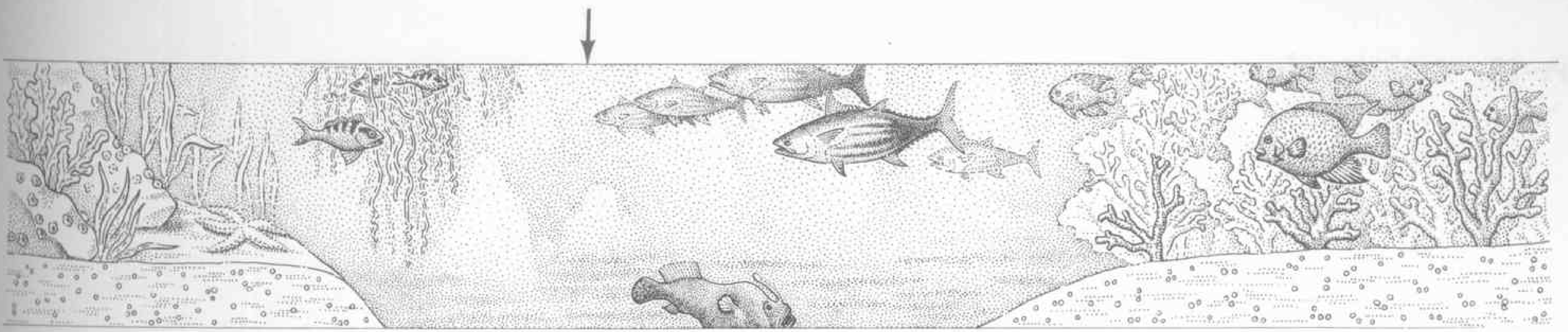


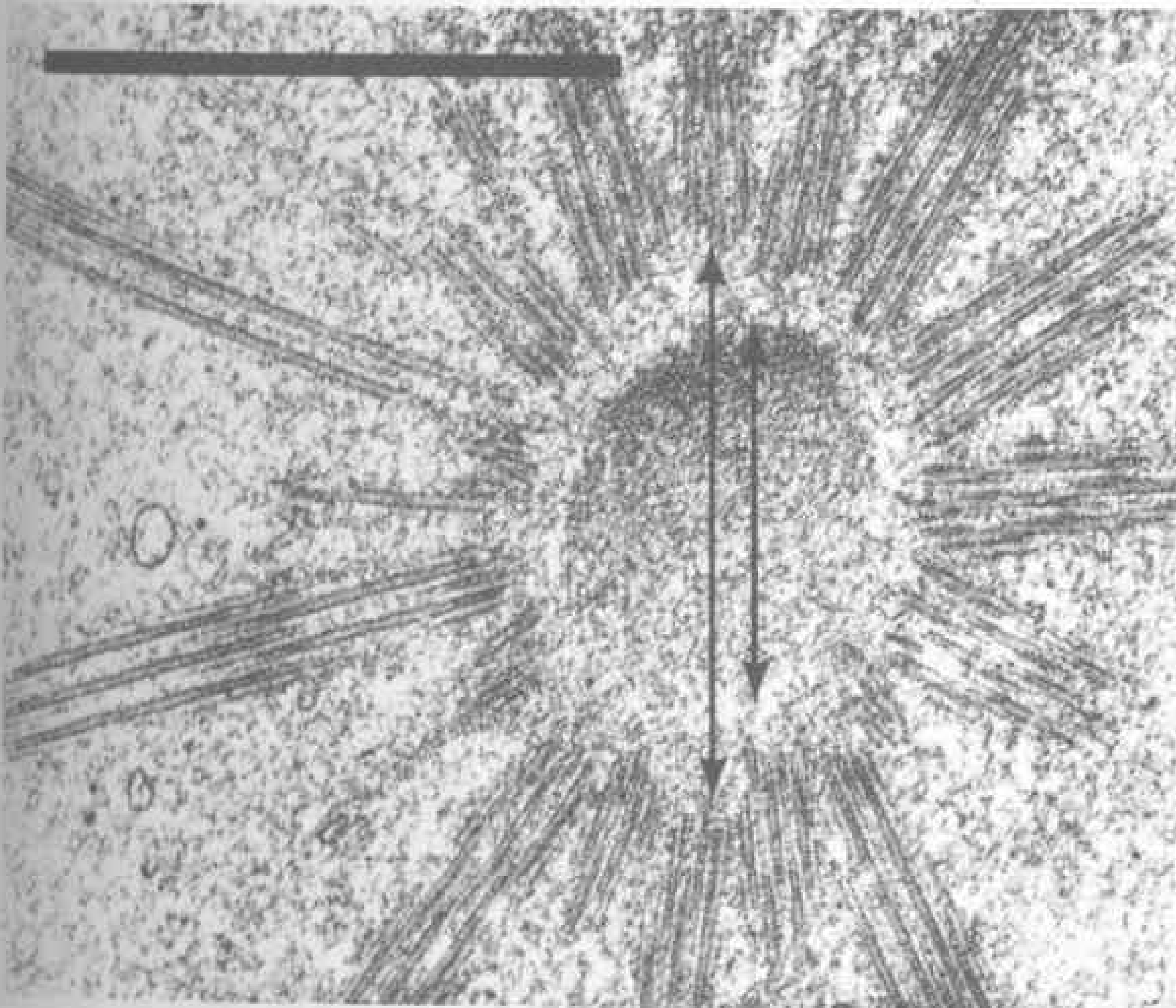
**A** *Acanthocystis aculeata,* un heliozoo centrohelídeo de agua dulce, en el que se observan los axópodos y las espinas. MO, barra de referencia = 50 µm. (Cortesía de C. Bardele.)

En la periferia del organismo se encuentra el córtex, una capa de microfilamentos delgada y flexible que puede presentar una intrincada ornamentación. Por debajo del córtex se hallan los reticulópodos. En el punto donde las espinas esqueléticas de sulfato de estroncio perforan el córtex, éste es desplazado hacia afuera y adquiere un aspecto parecido al de una tienda de campaña tensada sobre sus soportes. En estos puntos se sitúan unos filamentos llamados mionemas, que aparentemente controlan la tensión del córtex y lo mantienen sujeto a las varillas del esqueleto.

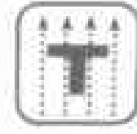
Los delicados axópodos aumentan la superficie celular en contacto con el agua del mar y, de este modo, retrasan el hundimiento de las células y permiten, quizás, una captura más eficiente de los escasos nutrientes del medio. Sus presas, generalmente protoctistas y pequeños animales, quedan prendidas en los axópodos; entonces, el citoplasma que rodea los axópodos engloba a la presa que es transportada hacia las partes interiores por medio de un flujo citoplasmático de transporte y son digeridas en el interior de la célula.

Los acantarios producen varias células nadadoras de peque-

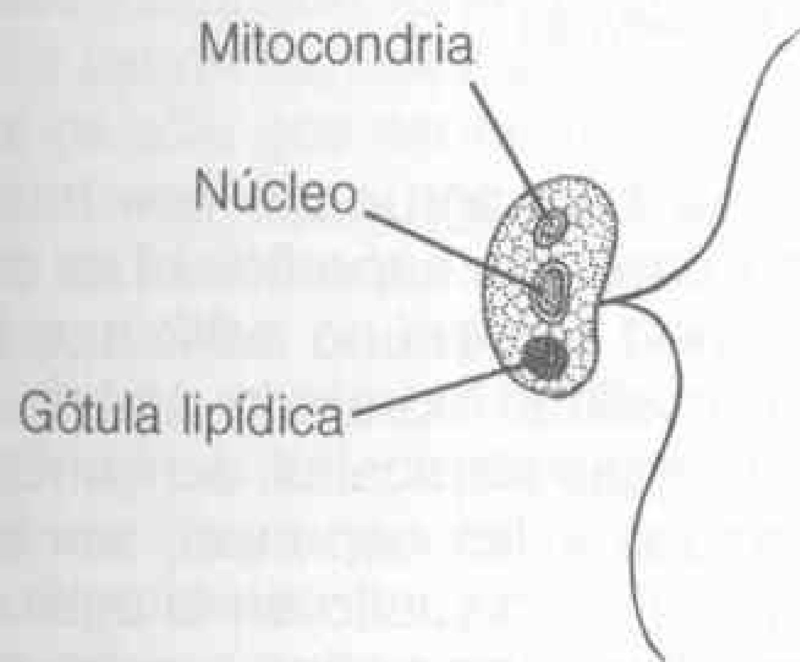




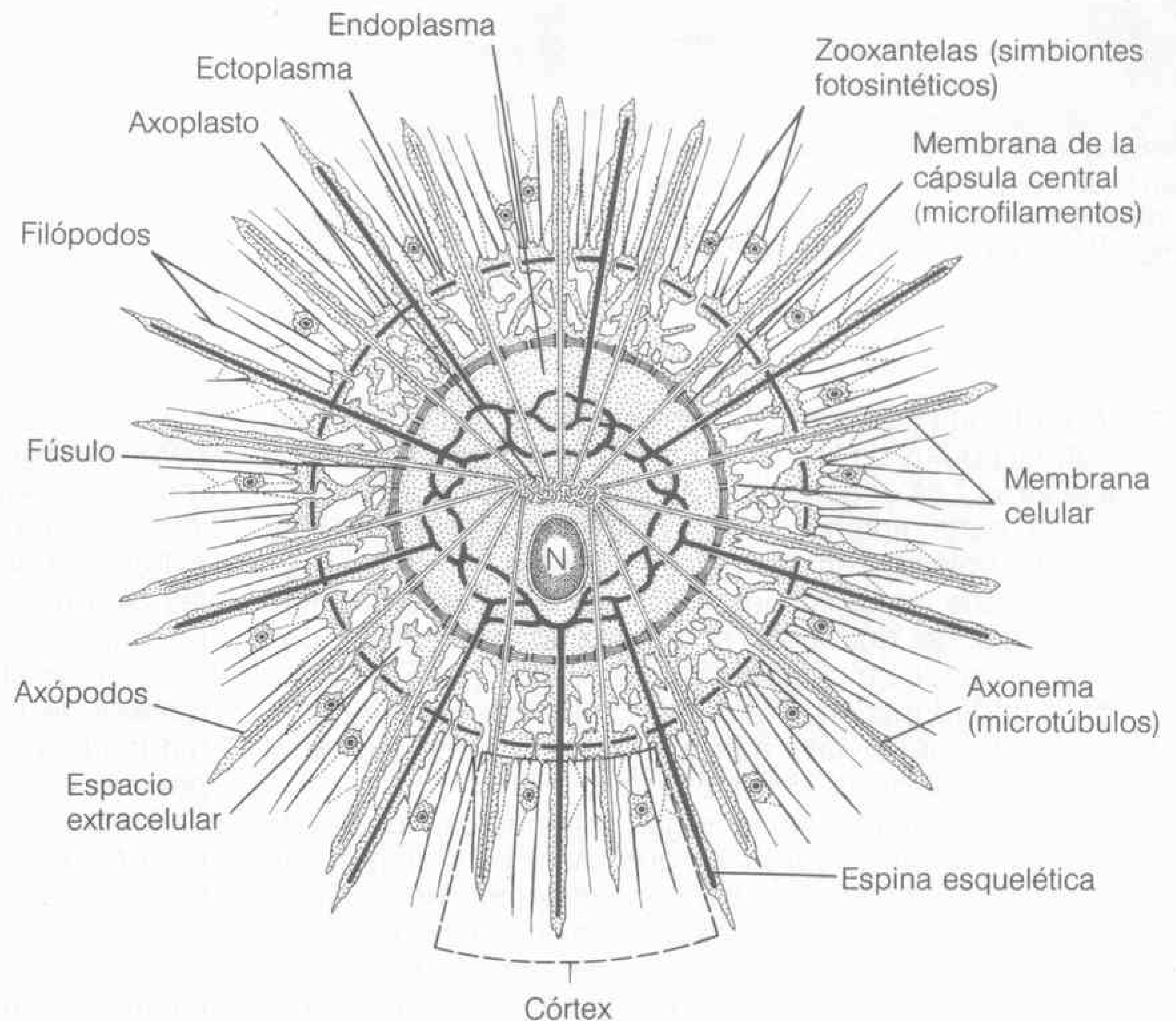
**B** Centro celular de *Acanthocystis penardi*, donde se observan los microtúbulos de los axonemas y el órganulo central (flecha corta) del centroplasto (flecha larga). MET, barra de referencia = 1 µm. (Cortesía de C. Bardele.)

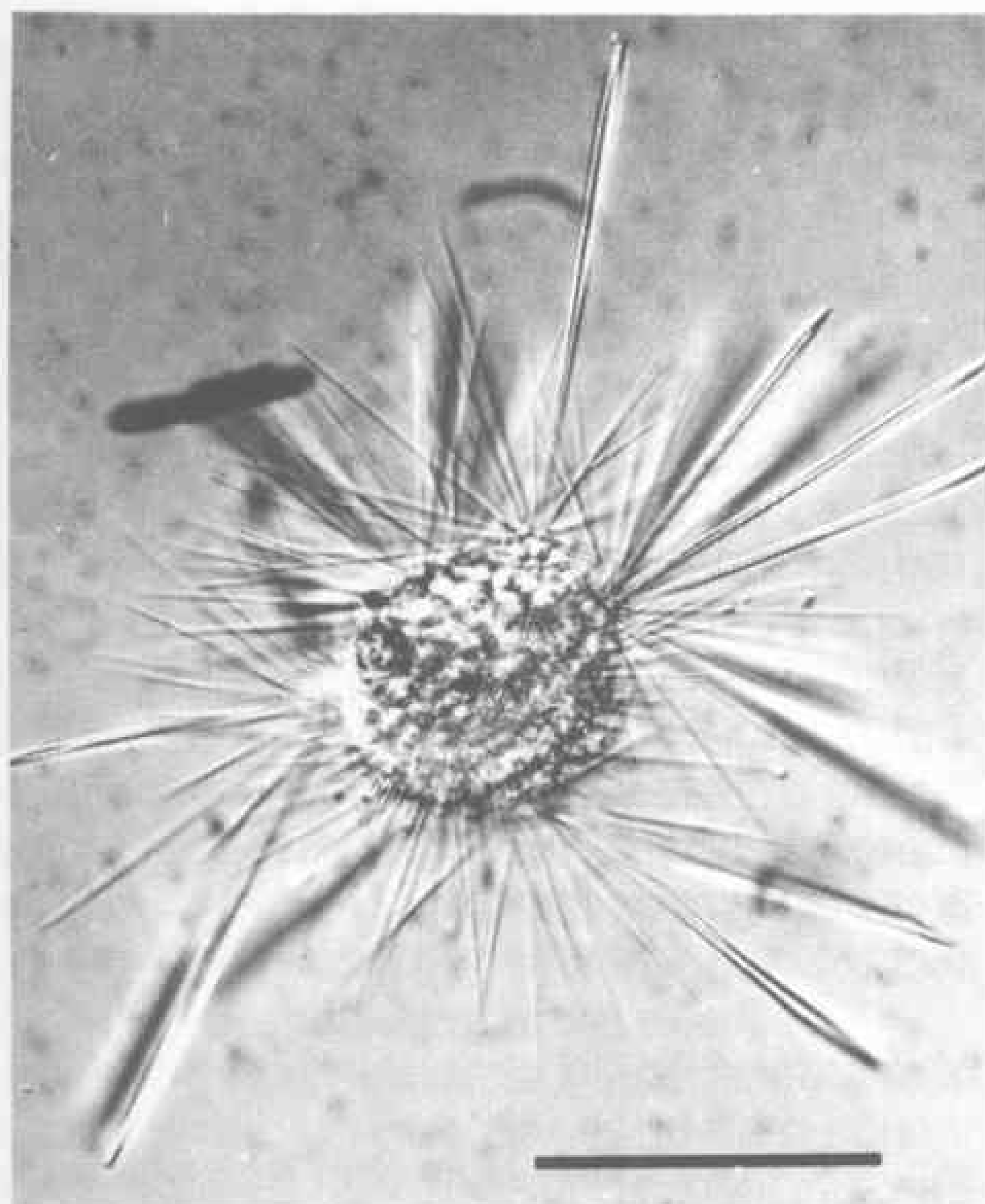


**C** Sección transversal de un actinópodo policistino. Líneas negras gruesas = esqueleto; área punteada = citoplasma; N = núcleo. (Dibujo de L. Meszoly; información de G. Merinfeld.)



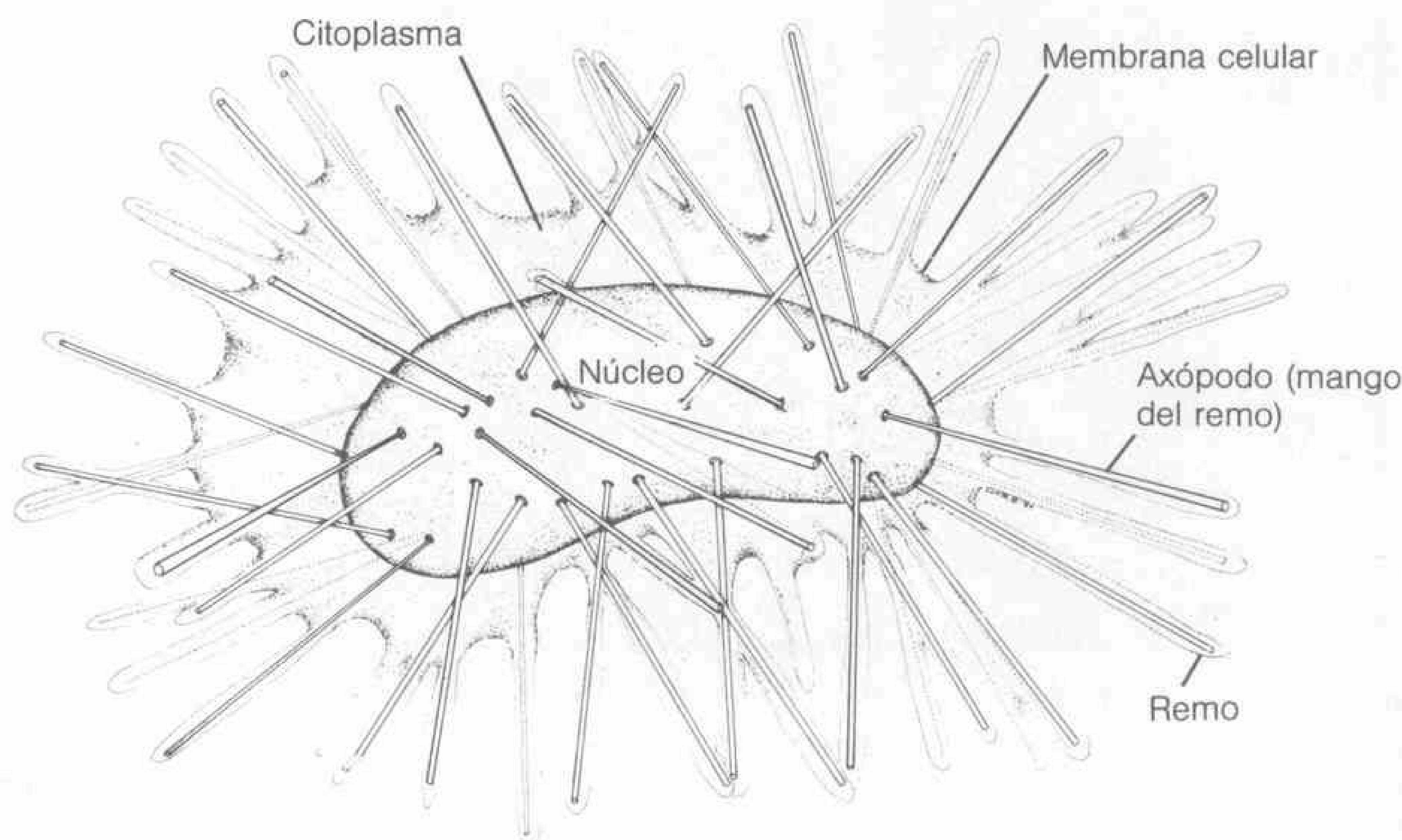

**D** Una célula nadadora que puede encontrarse en algunos actinópodos acantarios. (Dibujo de L. Meszoly.)







E Un ejemplar vivo de *Sticholonche zanclea* que Hertwig encontró en el mar Mediterráneo frente a la estación marina de Ville-Franche-sur-Mer. MO, barra de referencia = 100 µm. (Cortesía de M. Cachon.)




F Dibujo de *Sticholonche zanclea* en el que se muestra la disposición de los remos microtubulares en la membrana nuclear. (Basado en microfotografías electrónicas de A. Hollande, M. Cachon y J. Valentin, *Protistologica,* 3 (1967), 155-170; dibujo de L. M. Reeves.)

ño tamaño, cada una con una gota de reserva lipídica y un cristal, y con dos undulipodios de tipo 9+2, uno dirigido hacia adelante y el otro hacia atrás. Los undulipodios se originan en unos cuerpos basales en la parte anterior de la célula nadadora. Algunos acantarios se engloban en un quiste especial, en el que se producen una serie de divisiones mitóticas. En ellos se forman las células nadadoras que luego son liberadas del quiste. Todo este proceso se conoce muy pobremente debido a que el cultivo de las células nadadoras en el laboratorio es endemoniadamente difícil. No se ha observado nunca ni reproducción sexual ni meiosis entre los miembros de este grupo.

La mayoría de los acantarios albergan grandes cantidades de haptófitos simbiontes (Phylum Pr-5), que viven y se desarrollan en su célula. Son de color verde hierba y fotosintéticos, y permiten que los acantarios vivan principalmente como organismos fitoplanctónicos, es decir, obteniendo su alimento y energía por medio de la fotosíntesis en un medio escaso en nutrientes como es el océano. Los huéspedes proporcionan a sus simbiontes haptófitos excreciones ricas en nitrógeno y fósforo.

Lo policistinos y feodarios se han agrupado con frecuencia como Radiolarios debido a su parecido superficial. Los organismos pilicistinos y feodarios tienen a menudo bellísimos esqueletos opalinos compuestos por sílice hidratada amorfa, y son extremadamente comunes en aguas tropicales. Juntamente con las diatomeas, los silicoflagelados y las esponjas, son los responsables del agotamiento del sílice disuelto en el agua.

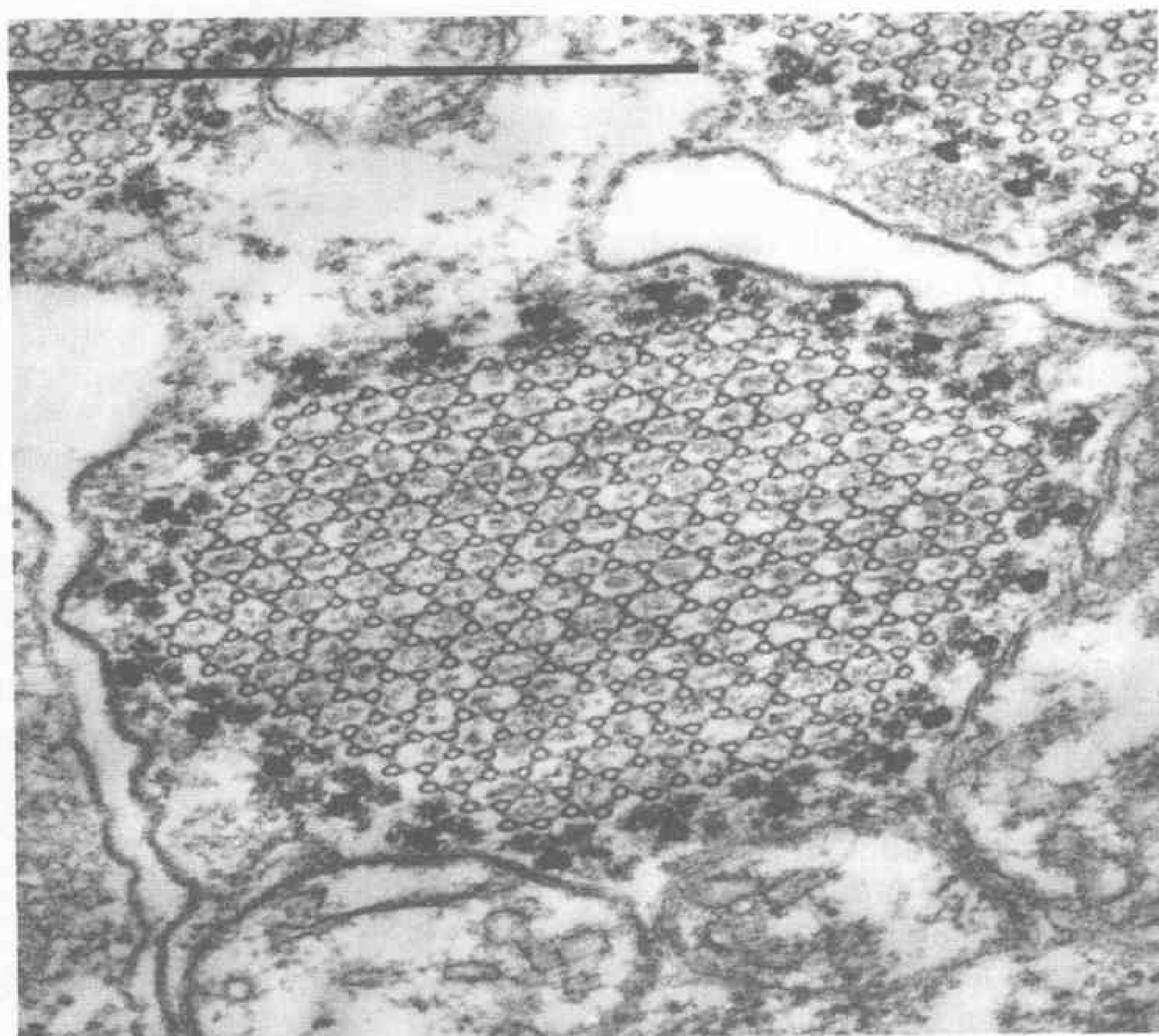
Los policistinos y feodarios difieren en varios aspectos: el esqueleto de los policistinos se halla compuesto de ópalo (sílice hidratada amorfa), mientras que el de los feodarios está formado por sílice más una gran cantidad de sustancias orgánicas de naturaleza desconocida. Los elementos esqueléticos de los policistinos aparecen sólidos al microscopio óptico. Sin embargo, el microscopio electrónico revela a menudo una ultraestructura de pequeños canales y poros en su esqueleto. Por otra parte, los elementos esqueléticos de los feodarios son claramente huecos, incluso al microscopio óptico: sus espinas son tubulares y las envolturas de varias especies muestran una ultraestructura rugosa de tipo porexpan que es apenas visible al microscopio

óptico, pero muy manifiesta al microscopio electrónico. Algunos policistinos adultos, y quizá todas sus células nadadoras undulipodiadas, segregan unos cristales de sulfato de estroncio en su endoplasma, mientras que en los feodarios no se conocen estos cristales.

En ambas clases, la cápsula que contiene la masa central del citoplasma no es un delgado retículo microfibrilar con poros abiertos, como ocurría con los acantarios, sino que está formada por un material orgánico masivo. En los policistinos, la cápsula (probablemente compuesta por mucoproteínas y mucopolisacáridos) se halla construida por la yuxtaposición de numerosas placas, como las piezas de un puzzle, separadas entre ellas por estrechas hendiduras. La cápsula de los feodarios es, por el contrario, una estructura única y continua. La cápsula policistina puede crecer en diámetro durante la vida del organismo (si ello se efectúa por crecimiento lateral de las placas en sus extremos, o por la intercalación de nuevas placas, o por ambos procesos a la vez no está todavía claro). La cápsula de los feodarios no puede crecer en diámetro una vez formada; sólo puede engrosar su pared celular.

Los axonemas de los axópodos policistinos estudiados hasta la actualidad se hallan todos constituidos por microtúbulos paralelos alineados en disposición geométrica y hay puentes entre ellos. Exceptuando algunas pocas especies que carecen por completo de axópodos, siempre se encuentran varios axópodos por célula. Los policistinos tienen normalmente un axoplasto del que surgen todos los axonemas, pero algunos grupos presentan otra estructuración (como por ejemplo, axoplastos individuales, uno por axonema, colocados cerca del núcleo). En la clase de los feodarios sólo dos axonemas penetran en la cápsula, y se originan en axoplastos separados que se encuentran justo en el interior de la cápsula. Los microtúbulos no se hallan interconectados por puentes en la parte basal de estos axonemas. El microscopio óptico revela un córtex formado por varios pseudópodos delgados y periféricos, que podrían ser ramificaciones de los dos axópodos. No se conoce ningún axonema que se ramifique en la clase Policistinos.

Los orificios de la cápsula de los policistinos, llamados fúsulos, son complejas estructuras tubulares llenas de una sustancia densa que permite el paso de los microtúbulos del axonema (en caso de que se originen en el endoplasma), pero que impide la circulación de citoplasma entre el endoplasma y el retículo pseudopodial extracapsular. Normalmente, la cápsula de los feodarios tiene únicamente tres orificios, que son de dos tipos: un astrópilo, ancho y complejo que asegura el contacto e intercambio entre el endoplasma y las partes de la célula que se encuentran al exterior de la cápsula, y que no parece tener utilidad como orificio de paso de los axonemas; y dos parápilos de tipo más





**G** Sección transversal de un remo de *Sticholonche zanclea.* MEB, barra de referencia = 1 µm. (Cortesía de J. Cachon y M. Cachon.)

sencillo que los fúsulos y que permiten el paso de los dos gruesos axonemas de la célula. En el interior de la cápsula y adyacente a cada parápilo se encuentra un axoplasto en forma de copa del que se origina un axonema. En muchos feodarios hay una masa de alimento predigerido (llamado feodio) en el exterior de la cápsula y justo enfrente del astrópilo. Los policistinos no tienen feodio.

En el endoplasma de los feodarios se halla una serie de extraños túbulos que tienen unos 200 nm de anchura y una compleja ultraestructura. Su función es desconocida, aunque se ha sugerido que quizá tengan algún papel en la secreción de la cápsula. Estos túbulos no han sido observados en los policistinos.

Muchos policistinos tienen zooxantelas y zooclorelas, algas simbiontes de color amarillo o verde. Los feodarios no tienen simbiontes algales.

La mayoría de los policistinos y feodarios tienen un solo núcleo grande y poliploide. Los feodarios presentan una división ecuacional extraordinaria, que superficialmente parece una mitosis y en

la que se forman dos enormes «placas ecuatoriales» que contienen cada una más de 1000 cromosomas.

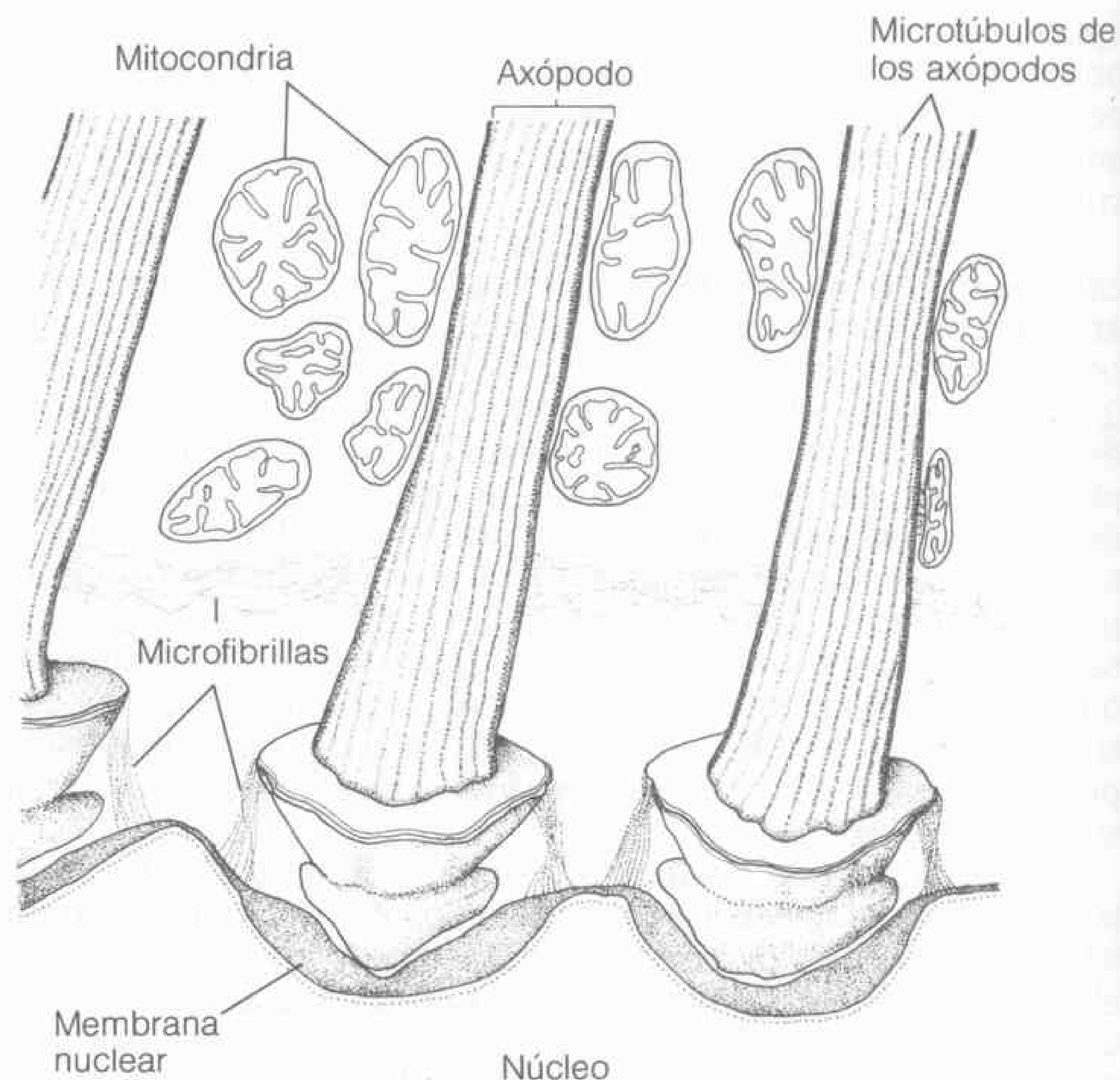
La clase Policistinos se divide en dos órdenes: orden Espumelarios y orden Naselarios. Los espumelarios tienen los fúsulos esparcidos por toda la membrana central de la cápsula y, en consecuencia, sus axópodos irradian en todas las direcciones. El organismo es generalmente esférico, elipsoide o aplanado y su esqueleto sigue, lógicamente, las mismas pautas. Algunos espumalarios forman grandes colonias en las que centenares de organismos individuales se hallan embebidos en una masa gelatinosa englobante. Los fúsulos de los naselarios (organismos que nunca forman colonias) se encuentran agrupados en un extremo de la membrana de la cápsula, del que se proyectan al exterior sus axópodos agrupados en un haz cónico. La célula tiene una típica forma ovalada y, a menudo, su esqueleto tiene cierto parecido a un cesto abierto por el polo por el que los axópodos irradian al exterior.

Los heliozoos son principalmente formas planctónicas y de agua dulce, aunque también se han hallado especies estuarinas, marinas y bentónicas. Muchos de ellos usan sus axópodos para capturar a las presas. Los axópodos se proyectan hacia el exterior y se hallan rodeados en toda su extensión por una membrana plasmática. En algunos heliozoos, los axonemas crecen directamente del endoplasma; en otros, cada axonema surge de un axoplasto propio ubicado cerca del núcleo. En un grupo que recibe el nombre de centrohelídeos, todos los axonemas surgen de un único axoplasto, llamado centroplasto, en cuyo centro se observa frecuentemente un orgánulo bien definido.

El actinópodo remador ilustrado en estas páginas, *Sticholonche zanclea Hertwig,* constituye un enigma para los taxónomos. Su peculiar esqueleto, la disposición de los axópodos en la membrana nuclear y la distribución hexagonal de sus axópodos en sección transversal han justificado su inclusión como la única especie de un orden aislado (orden Esticolónquidos). Primeramente se pensó que este orden pertenecía al grupo de los Radiolarios (tal y como sugirieron A. Holland, M. Cachon y J. Valentin en 1967), pero parece más probable que pertenezcan al grupo de los heliozoos marinos (como recientemente ha sugerido M. Cachon). *Sticholonche* se desarrolla en el mar Mediterráneo, donde navega con el esplendor de una galera romana: tiene remos microtubulares y conjuntos de toletes. Desgraciadamente, no se pueden cultivar en el laboratorio.

Muchos heliozoos tienen escamas o espinas superficiales orgánicas o silíceas. En unas pocas especies, se ha observado la existencia de una jaula esférica orgánica o silícea que encierra a toda la célula. La jaula tiene unas barras dispuestas según una distribución hexagonal a través de las que pasan los axópodos.

Exceptuando el orden Desmotoracios (con especies como *Clathrulina elegans*), en los heliozoos no se ha observado la




**H** Dibujo de los axópodos de los remos de *Sticholonche zanclea* mostrando su relación con el núcleo (cápsula central) y las mitocondrias. (Dibujo de L. M. Reeves.)

reproducción por zoosporas o células nadadoras. Generalmente, la reproducción es de tipo asexual (fisión binaria o múltiple, o gemación) y se producen dos o más células hijas. En varias especies multinucleadas, la división nuclear y citoplasmática no se hallan sincronizadas. En las formas uninucleadas, los axópodos desaparecen durante la división, de modo que en estos momentos el organismo no se desplaza ni se alimenta. Esta retracción es debida a la disgregación de los microtúbulos en los axonemas.

En algunos heliozoos se ha descrito un tipo especial de autogamia (fertilización por el propio organismo): una célula madura forma uno o más quistes en su interior. En los quistes, aparentemente, se efectúa una meiosis, tras la cual algunos núcleos degeneran. A continuación, se fusionan dos de los núcleos meióticos producidos en cada quiste, resultando un nuevo núcleo diploide del que surgirá un heliozoo maduro. Debido a los esca-



**I** Sección longitudinal de dos remos de *Sticholonche zanclea* en su punto de inserción. MEB, barra de referencia = 1 µm. (Cortesía de J. Cachon y M. Cachon.)

sos estudios sobre este tema no se sabe si este tipo de autocruzamiento sexual es común en los heliozoos. Es posible que en condiciones naturales se dé con más frecuencia la heterogamia (fusión de núcleos de *distintos* individuos). En *Actinophrys* se fusionan dos células (pero no sus núcleos) justo antes de que experimenten autogamia. Se ha observado la fusión de gametos originarios de una célula con los gametos de la otra. La fusión celular es una práctica común entre los heliozoos, pero no se sabe con seguridad si ello comporta la existencia de procesos sexuales o no.

# Pr-17 Foraminíferos

Del latín, *foramen*, agujero pequeño, orificio; *ferre*, llevar.

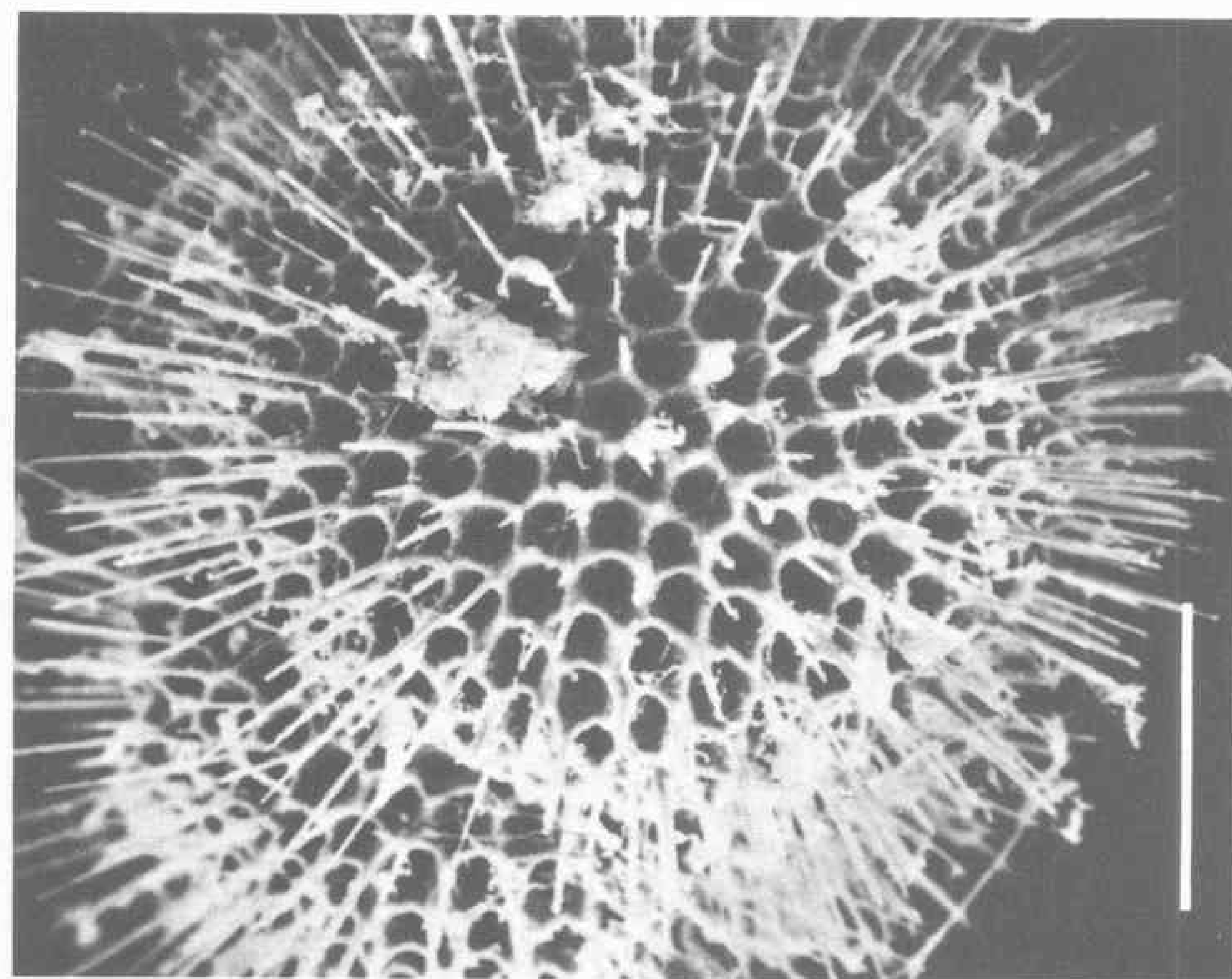
*Allogromia*
*Discorbis*
*Elphidium*
*Fusulina*
*Glabratella*
*Globigerina*
*Iridia*
*Miliola*
*Nodosaria*
*Rotaliella*
*Textularia*

Los foraminíferos son organismos exclusivamente marinos. Sus tamaños oscilan entre 20 µm de diámetro, los más pequeños, y varios centímetros de diámetro, los mayores. La gran mayoría son pequeños y viven en la arena o en la superficie de algas, de otros organismos o de rocas. No obstante, también hay dos familias de foraminíferos planctónicos (familia Globigerínidos y familia Globorotálidos) que tienen un papel importante en la dinámica de los océanos, ya que, por su gran abundancia constituyen la fuente alimenticia de muchos animales invertebrados.

Los foraminíferos tienen unos caparazones compuestos por sustancias orgánicas, normalmente reforzadas con minerales, y que se hallan surcados por multitud de poros. Muchas de estas tecas están formadas por gránulos cementados de carbonato cálcico depositado por el mar; otras están construidas con granos de arena. Algunos foraminíferos, por alguna razón todavía desconocida, escogen placas de equinodermos o espículas de esponjas para construir sus tecas. Las tecas, e incluso los propios organismos, pueden tener un brillante colorido, con tonos como el rojo, el pardo y el salmón.

Los foraminíferos más simples tienen tecas de una sola cámara. Sin embargo, la mayoría de las tecas son multicamerales. Una teca característica tiene el aspecto de una serie de semiesferas superpuestas. Gracias a unas aberturas en la teca pueden salir al exterior unas extensiones citoplasmáticas reforzadas con microtúbulos, los pseudópodos. Si los pseudópodos se anastomosan (se entrelazan para formar retículos) reciben el nombre de reticulópodos; si los pseudópodos tienen una forma recta o ramificada se denominan filópodos. Los pseudópodos se utilizan para nadar, reunir el material de fabricación de las tecas y alimentarse. Los foraminíferos son omnívoros; comen algas, ciliados (Phylum Pr-18), actinópodos (Phylum Pr-16) e incluso nematodos (Phylum A-14) y larvas de crustáceos (Phylum A-27). Muchos foraminíferos, probablemente la mayoría de los que viven en aguas poco profundas, albergan simbiontes fotosintéticos (como dinoflagelados, Phylum Pr-2; crisófitos, Phylum Pr-4, y diatomeas, Phylum Pr-11).

Aunque en algunos géneros de foraminíferos (como por ejemplo *Textularia*) sólo se ha observado reproducción asexual por gemación, por la que se produce una abundante descendencia, en otros géneros bien estudiados (una docena de especies) hay una destacable complejidad de ciclos vitales. Los ciclos estudiados no se diferencian mucho del ciclo de *Rotaliella*. La meiosis tiene lugar en el esquizonte, un organismo diploide plenamente desarrollado que produce y libera unas formas haploides más pequeñas llamadas esquizoítos. Éstos se dispersan y se desarrollan por divisiones celulares mitóticas, produciendo un segundo tipo de adulto, el gamonte, que se reproduce sexualmente y cuya descendencia se convertirá en esquizontes. La alternación entre esquizontes diploides y gamontes haploides es obligatoria en los foraminíferos estudiados, como también lo es en organismos

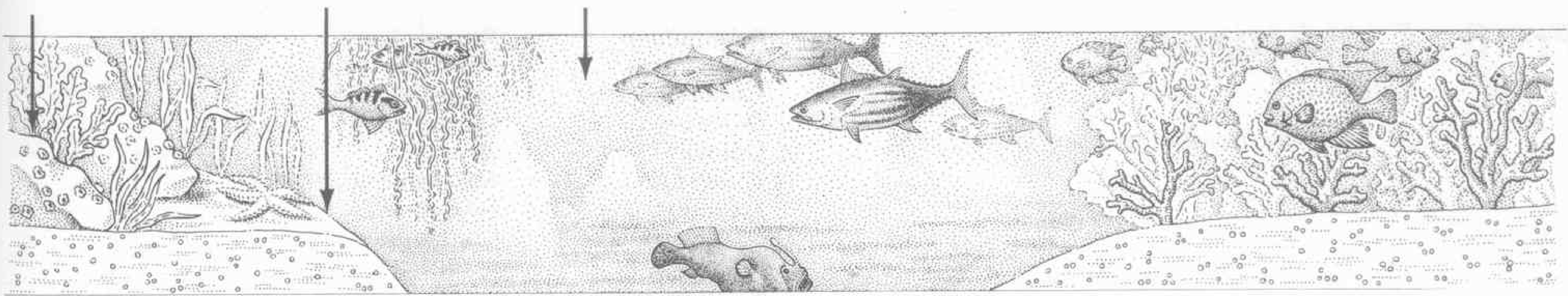


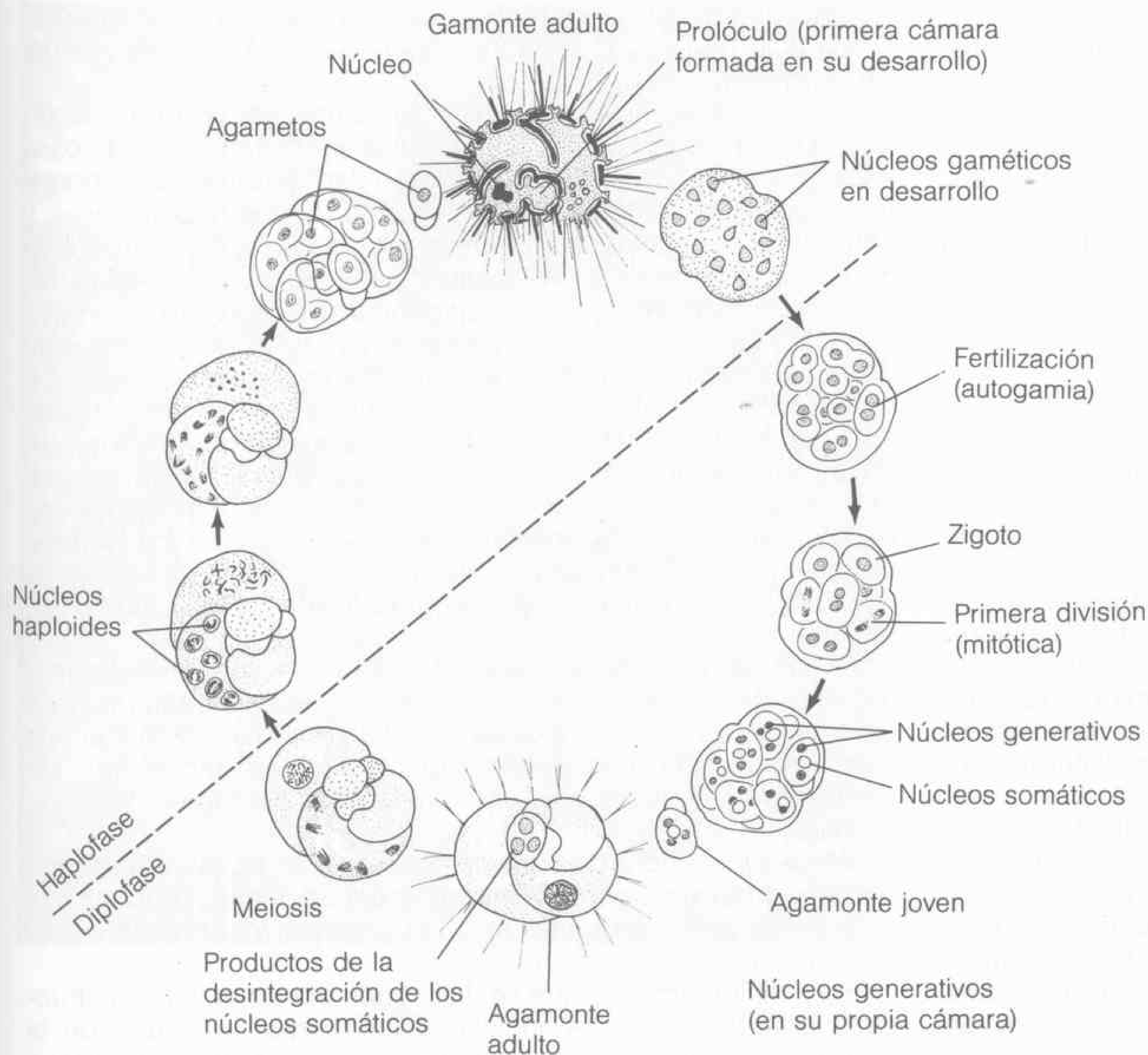



**A** Estadio agamonte adulto de *Globigerina* sp., un foraminífero del Atlántico. MEB, barra de referencia = 10 µm. (Cortesía de G. Small.)

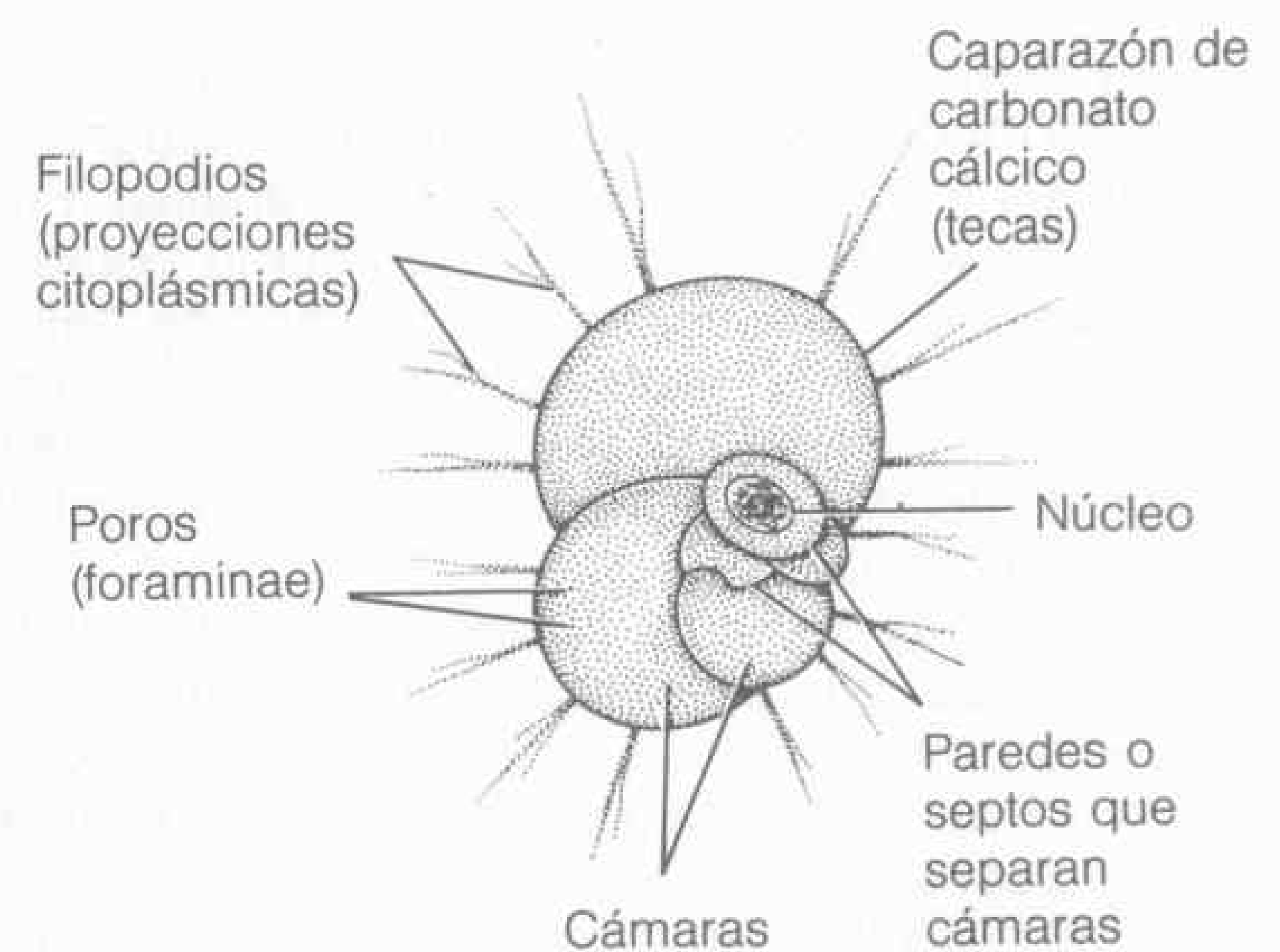
vegetales como los briófitos (Phylum Pl-1) y los helechos (Phylum Pl-4). De hecho, los foraminíferos son los únicos protistas heterótrofos que tienen una alternación de generaciones adultas de vida libre morfológicamente distintas. Hay un aspecto que viene a complicar las cosas, y es que, a diferencia de todos los demás organismos, excepto los ciliados (Phylum Pr-18), los foraminíferos tienen un destacado dimorfismo nuclear. Los esquizontes de *Rotaliella roscoffensis*, por ejemplo, tienen cuatro núcleos diploides, tres de los cuales, llamados núcleos generativos, se hallan en un compartimento separado de la cámara donde se halla el cuarto núcleo, de tamaño mucho mayor. Este núcleo, llamado núcleo somático, nunca sufre meiosis. Con el tiempo, se convierte en picnótico (se colorea intensamente) y al final se desintegra. Los tres núcleos restantes, por el contrario, producen doce estructuras haploides que más tarde se convierten en los núcleos de los pequeños esquizoítos haploides. Más adelante, una vez formados los gamontes, se fusionan pares de núcleos aparentemente de sexo opuesto, para formar zigotos. En realidad, cada gamonte se autofertiliza, pero sin la formación de óvulos ni espermatozoides.

Las conchas de los foraminíferos han contribuido de modo muy importante a la acumulación de sedimento en el fondo de cuencas marinas, especialmente desde el Triásico, hace unos






**B** Ciclo vital de *Rotaliella roscoffensis.*




**C** Estadio agamonte adulto de *Rotaliella* sp. (Dibujos de L. Meszoly; información de K. Grell.)

230 millones de años. Se han encontrado foraminíferos fósiles gigantes que han alcanzado gran renombre. Algunos, como *Lepidocyclina elephantina,* tienen caparazones de hasta 1,5 cm de grosor. *Camerina laevigata,* también conocida por *Nummulites,* es un foraminífero de gran tamaño (10 cm de ancho) que vivió en aguas poco profundas templadas desde el período Jurásico al Mioceno (hace unos 18 millones de años). En el Mediterráneo, abundan las rocas con foraminíferos del Mioceno, muchos de ellos visibles a simple vista. Las pirámides de Egipto fueron construidas con piedra caliza «numulítica».

La gran abundancia de conchas foraminíferas y su detallada estructura hacen de estos organismos unos excelentes marcadores estratigráficos. Los geólogos los utilizan para identificar geográficamente capas de sedimento de la misma época. Asimismo, debido a que sus caparazones se encuentran frecuentemente en estratos superiores a yacimientos petrolíferos, el conocimiento de su distribución es una gran ayuda en las propecciones de petróleo. Desafortunadamente, aunque los distintos estadios del ciclo vital se corresponden a menudo con grandes cambios en la estructura de la concha, los paleontólogos identifican cada morfotipo con una especie diferente. Como los protozoólogos y los geólogos tienen distintos objetivos y terminologías, es difícil el acuerdo, y la taxonomía de los foraminíferos se halla en un estado de gran confusión. Por la enorme complejidad de estos organismos y de sus ciclos vitales, se augura a ambos grupos de científicos un largo trabajo taxonómico.

# Pr-18 Cilióforos

**(Ciliados)**

Del latín *cilium,* pestaña; del griego *phorein,* llevar.

*Balantidium*
*Blepharisma*
*Carchesium*
*Didinium*
*Dileptus*
*Ephelota*
*Euplotes*
*Gastrostyla*
*Halteria*
*Nyctotherus*
*Paramecium*
*Prorodon*
*Sorogena*
*Spirostomum*
*Stentor*
*Tetrahymena*
*Tokophyra*
*Uroleptus*
*Vorticella*

---

Los ciliados son microbios heterótrofos y, con pocas excepciones, son todos unicelulares. Una típica célula de estos organismos se halla recubierta de cilios, pequeñas extensiones móviles de tipo flagelo, cuyos puntos de anclaje se hallan insertados en el córtex exterior de la célula, de consistencia fibrilar y resistente. Casi todos los ciliados tienen dos tipos de núcleos muy distintos, un pequeño micronúcleo y un macronúcleo de mayor tamaño. A menudo se hallan varios núcleos de cada tipo. En la bibliografía biológica se han descrito cerca de 8000 especies de agua dulce y marina, y probablemente aún haya muchas más no descritas. De las especies conocidas, casi todas se alimentan de bacterias o de agua rica en nutrientes disueltos.

Los finos y delicados cilios son undulipodios con la típica distribución de microtúbulos 9+2. Tradicionalmente se diferenciaron los cilios de los flagelos por ser aquéllos más pequeños y más numerosos. En algunos casos, los cilios se hallan modificados y realizan especializadas funciones locomotoras y alimenticias. La modificación más frecuente es la agrupación de los cilios en haces (cirros) o láminas (membranelas). En varias especies, los cirros y membranelas actúan como bocas, palas, dientes o pies. En los ciliados, los undulipodios se hallan enraizados en una capa exterior proteínica de 1 µm de espesor que tiene complejas conexiones fibrosas entre los cuerpos basales. El conjunto de esta capa de subestructura ciliar (infraciliatura) comprende al córtex.

De los dos tipos de núcleos de cada célula ciliada, sólo el micronúcleo, que aparentemente contiene cromosomas normales, se divide por mitosis. El enorme macronúcleo, que se forma a partir de un micronúcleo precursor mediante una serie de complicados pasos, no contiene cromosomas ordinarios. En su lugar, el ADN se halla fragmentado en gran número de pequeñas piezas de cromatina. Cada pieza contiene cientos, e incluso miles de copias de sólo uno o dos genes. La función de los macronúcleos se halla relacionada fundamentalmente con el crecimiento y la reproducción de los ciliados, tomando parte en funciones rutinarias, como la producción de ARN mensajero que dirigirá la síntesis de proteínas. Los macronúcleos se dividen por constricción tras haberse alargado considerablemente y no hay división coordinada de sus cromosomas. Los micronúcleos son esenciales para los peculiares procesos sexuales de los ciliados, pero no son necesarios para el crecimiento o reproducción de la célula.

Los ciliados se reproducen normalmente por fisión longitudinal binaria, partiéndose por el eje más corto de la célula para formar dos células hijas iguales. No obstante, algunas especies pedunculadas y sésiles, como algunos suctores, presentan gemación asexual y producen descendientes «larvales». Éstos «nacen», puesto que los descendientes, pequeños, esféricos y cubiertos de cilios, salen de su «madre» a través de unos «poros natales». El aspecto de los descendientes es completamente distinto del de la «madre».

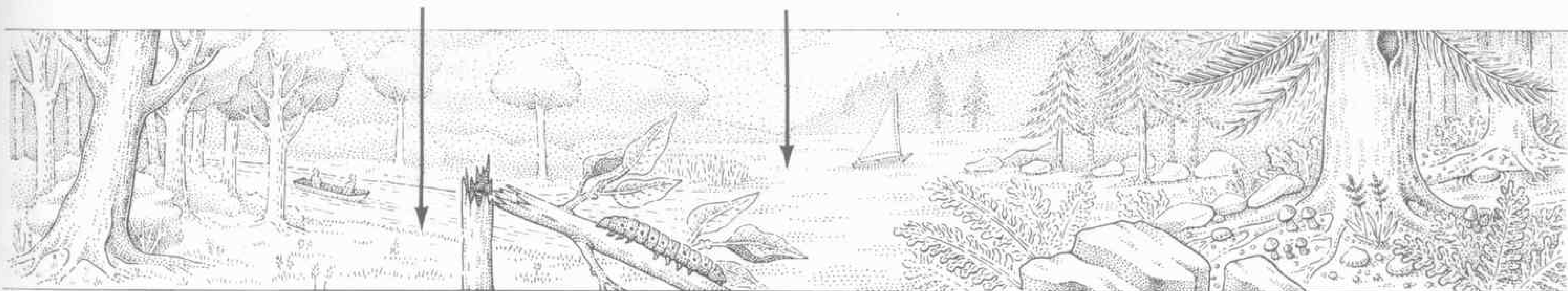
La mayoría de ciliados pueden experimentar un proceso sexual llamado conjugación. Las células conjugantes, de tipos o «sexos» compatibles, permanecen unidas durante varias horas. Cada célula conjugante retiene algunos de sus micronúcleos y cede otros a su célula compañera. A continuación, se producen una serie de fusiones, divisiones y desintegraciones nucleares, con el resultado de que los conjugantes se convierten en «mellizos idénticos» en lo que concierne a sus micronúcleos. Luego, éstos se separan y sufren una complicada secuencia de pasos de maduración. Aunque los micronúcleos de las dos células conjugantes son ahora idénticos (cada conjugante ha contribuido de igual manera), el córtex y el citoplasma de las nuevas células procede de uno sólo de los conjugantes originales, y así, puesto que la herencia citoplasmática y cortical en los ciliados es totalmente diferenciable de la nuclear, estos organismos se han usado extensamente en estudios genéticos de células eucariotas.

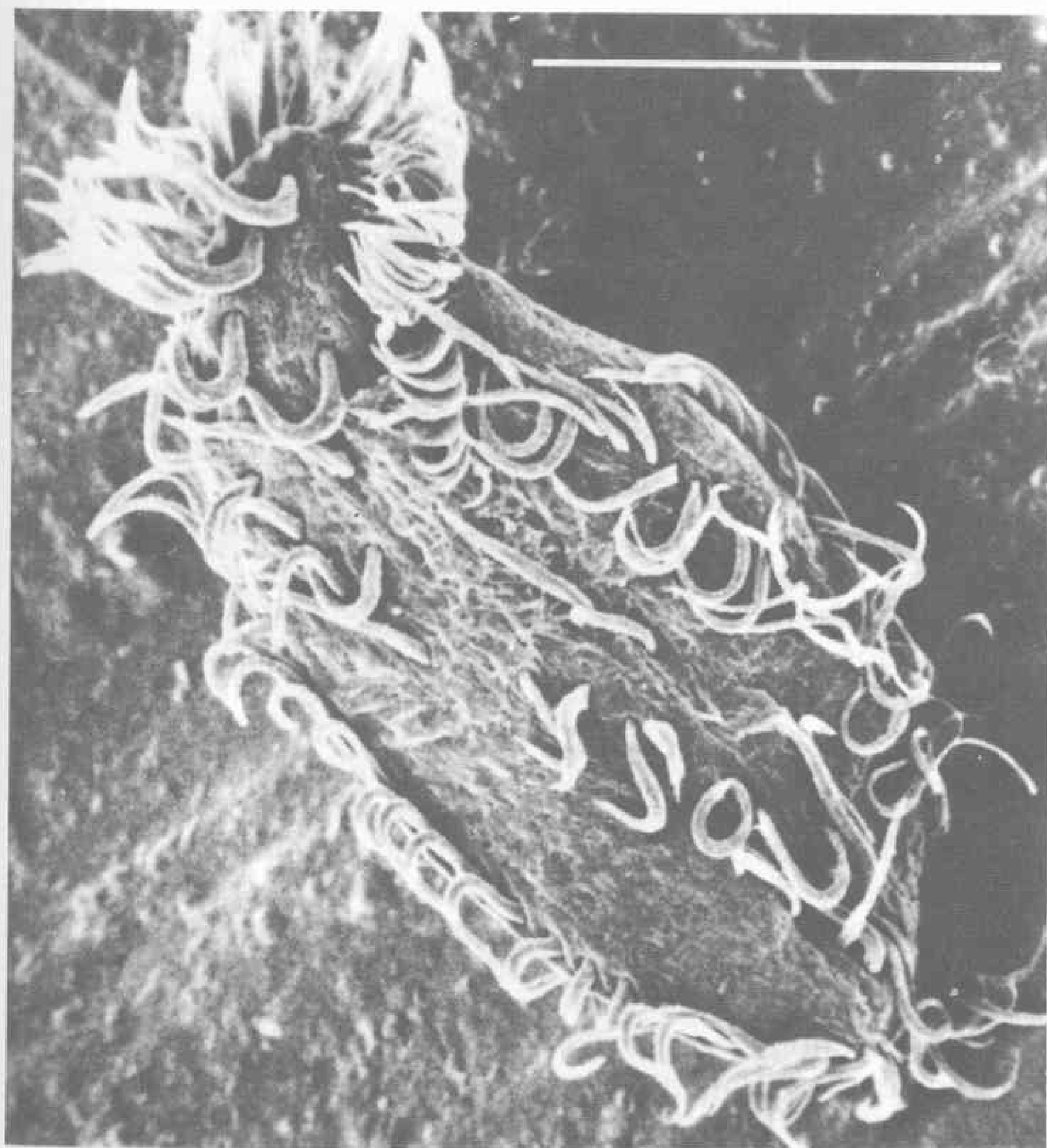
Se han reconocido tres clases de ciliados: clase Cinetofragminóforos, clase Oligohimenóforos y clase Polihimenóforos. Los organismos de la primera clase se hallan recubiertos de muchos o pocos cilios no modificados. Entre ellos, se encuentran los suctorios tentaculados y los entodiniomorfos del rumen de vacas y ovejas.

Los oligohimenóforos poseen algunas estructuras ciliares especializadas, como cirros o membranelas, además de sus cilios corporales. Esta clase incluye a los géneros mejor estudiados: *Paramecium* y *Tetrahymena.*

Los polihimenóforos, que se distinguen por tener varias estructuras ciliares complejas, incluyen *Gastrostyla* (el ciliado de la ilustración) y otras muchas especies, como *Stentor* y *Euplotes,* importantes organismos de investigación. También incluye un orden de gran tamaño: los tintínidos, ciliados móviles que se cubren con estructuras de tipo caparazón formadas por arena y cementos orgánicos. Sus antecesores dejaron huellas en el registro fósil desde el período Cretácico, hace unos mil millones de años. Dejando aparte los tintínidos, muy pocos ciliados se encuentran en estado fósil.

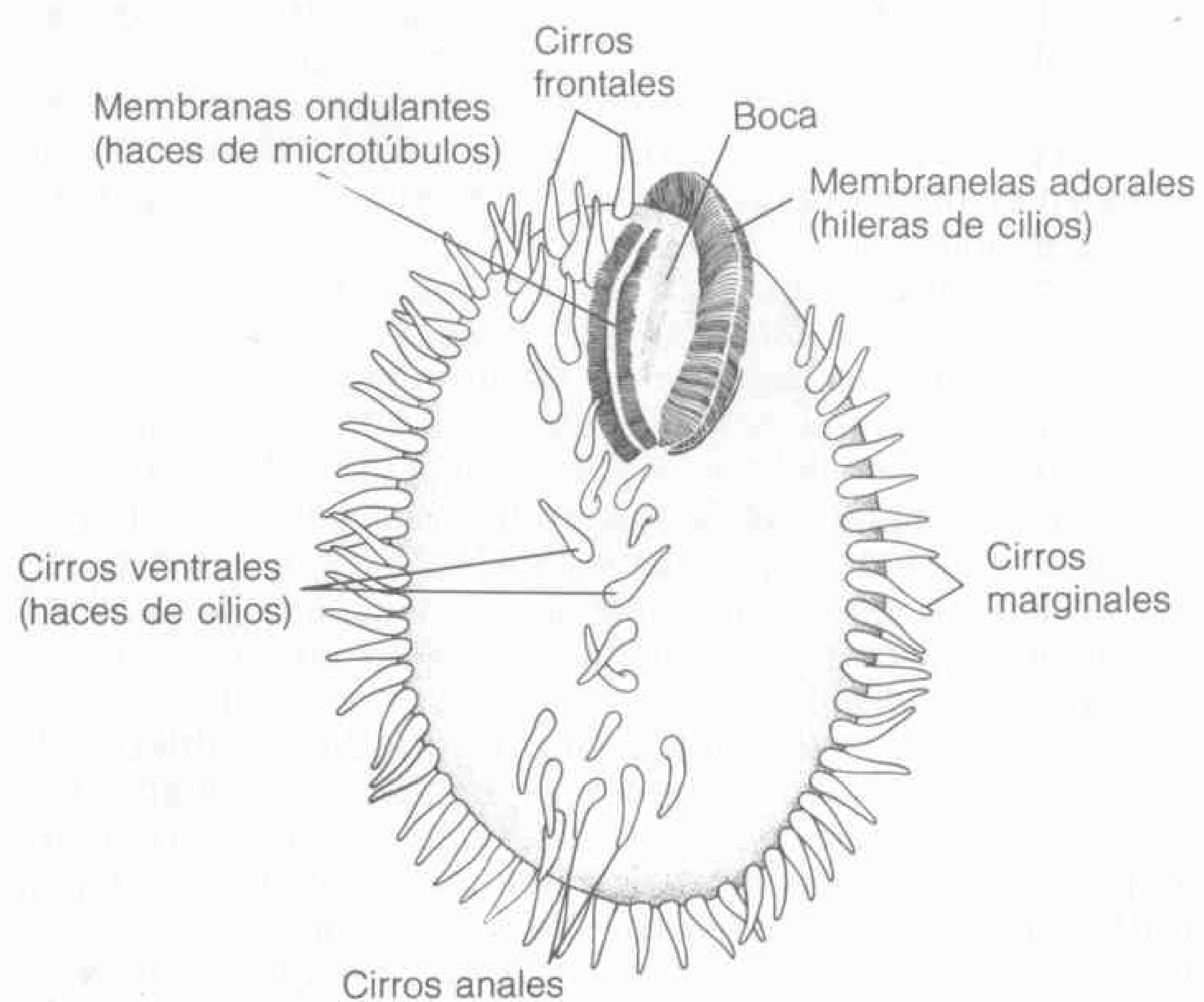
A causa de sus variadas modificaciones ciliares, de sus rápidas y controlables tasas de crecimiento y de la facilidad con que pueden manipularse en el laboratorio, los ciliados son muy útiles para estudios anatómicos, genéticos y neurofisiológicos en células independientes. Exceptuando el parásito *Balantidium,* que ocasionalmente crece en el intestino humano, los ciliados no provocan enfermedades y no tienen importancia económica.








*Gastrostyla steinii,* un ciliado polihimenóforo. Las membranelas adorales, compuestas de hileras de cilios, se usan en la alimentación. Arrastran al alimento particulado (bacterias y pequeños ciliados) hacia la boca. MEB, barra de referencia = 100 µm. [Fotografía por cortesía de J. Grim, *Journal of Protozoology,* 19 (1972), 113-126; dibujo de R. Golder.]



# Pr-19 Apicomplejos

**(Esporozoos o telosporídeos)**

Del latín *apex*, cima; *complexus*, complejo.

*Babesia*
*Coccidia*
*Coelospora*
*Eimeria*
*Gregarina*
*Haemoproteus*
*Haplosporidium*
*Isospora*
*Plasmodium*
*Schizocystis*
*Selenidium*
*Toxoplasma*

Los apicomplejos son microbios heterótrofos. Al igual que los cnidiosporidios (Phylum Pr-20), son parásitos productores de esporas. En este caso, las esporas no son resistentes al calor y a la desecación como las esporas bacterianas. Son pequeños corpúsculos infecciosos que permiten la diseminación y transmisión de las especies de hospedador en hospedador.

El nombre del *phylum* deriva de «apical complex» (envoltura apical), pues hay una distintiva aglomeración de fibrillas, microtúbulos y otros orgánulos celulares en el extremo de la célula. En este sentido, los apicomplejos forman un grupo natural que probablemente es monofilético. Contiene dos clases:

Clase Sporozoasida
  Subclase Gregarinasina *(Gregarina)*
  Subclase Coccidiasina *(Eimeria, Isospora, Plasmodium, Haemoproteus)*
Clase Piroplasmida *(Babesia)*

Los apicomplejos se reproducen sexualmente, con alternación de generaciones haploides y diploides. Ambas fases, haploide y diploide, pueden experimentar esquizogonia (una serie de rápidas mitosis no sincronizadas con un crecimiento celular). Por esquizogonia se producen las pequeñas esporas infecciosas.

En la reproducción sexual, un pequeño gameto undulipodiado masculino (el microgameto) portador de una «envoltura apical» altamente estructurada, fertiliza a un gran gameto femenino (el macrogameto). La formación del zigoto va seguida por la de un oocisto, de paredes gruesas. El estadio resistente a la desecación, al calor y a la irradiación es el oocisto, en lugar de las esporas infecciosas. El oocisto es el transmisor de los microbios a nuevos organismos huéspedes. Posteriormente, este quiste se desarrolla por esporogonia (proceso en el que, mediante rápidas meiosis en el interior del quiste, se producen esporas haploides llamadas esporozoítos).

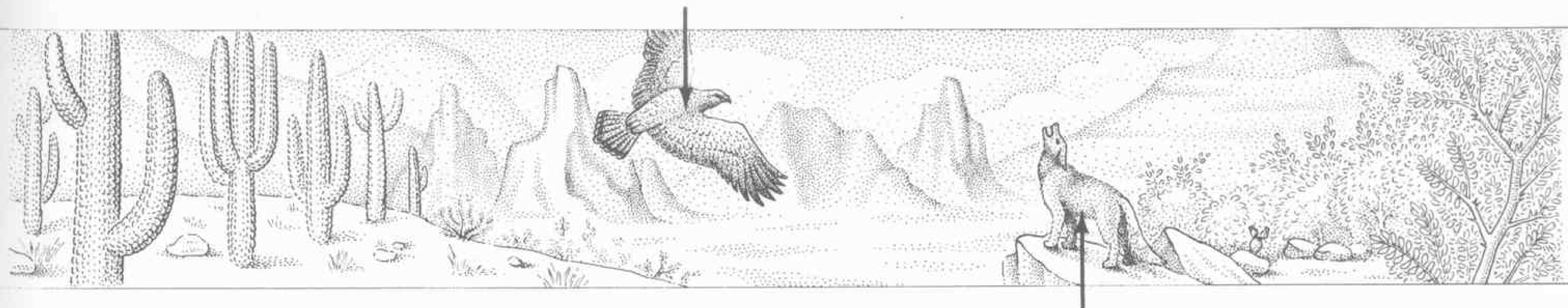
Los ciclos vitales de los apicomplejos pueden ser muy complicados, involucrando a varios tipos de huéspedes, tanto vertebrados, como invertebrados. Muchos de ellos son parásitos de la sangre. Numerosos apicomplejos causan hipertrofia de las células hospedadoras en las que se desarrollan provocando un sorprendente incremento del ADN del huésped, debido probablemente a poliploidización; es decir, la infección por sus esporas causa la duplicación de la cromatina del huésped y la cantidad de material genético por cromosoma resulta incrementada.

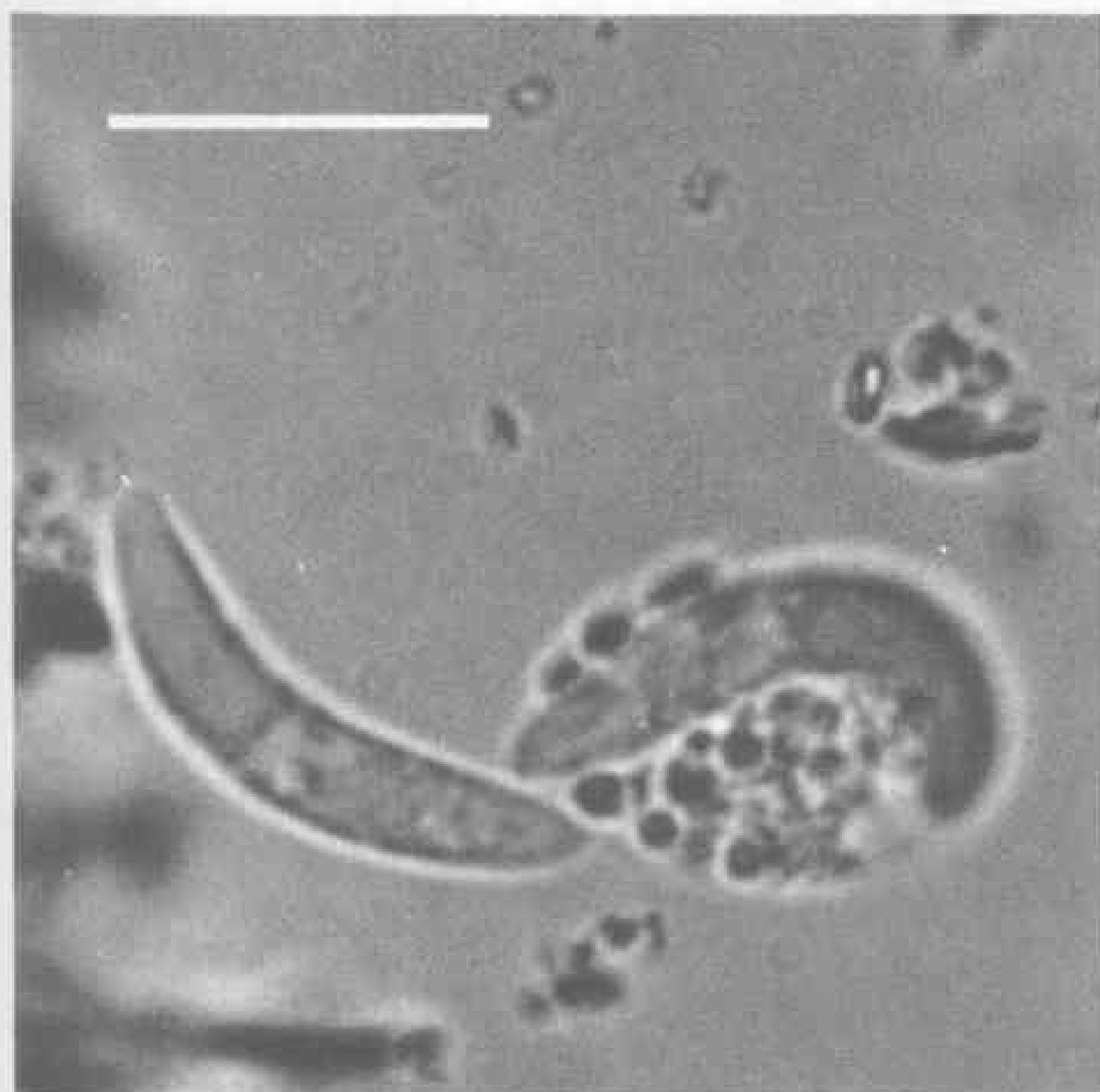
La clase Coccidiasina es quizá la mejor conocida, debido a que muchos de sus miembros causan graves enfermedades, a veces fatales, en sus huéspedes vertebrados e invertebrados. *Isospora hominis* es el único coccidio que parasita al hombre, pero muchos otros afectan a los animales domésticos. Estos parásitos se adquieren generalmente por los alimentos y pasan por la via digestiva y, en consecuencia, los principales síntomas de enfermedad coccídea son la diarrea y la disentería.

Una infección por *Eimeria* empieza cuando un animal huésped ingiere un oocisto. El oocisto germina y produce esporozoítos, que se desprenden y van a penetrar en las células epiteliales de la envoltura intestinal. Allí se multiplican por mitosis y se esparcen para ir a infectar a otras células. En el interior de las células hospedadoras los esporozoítos se transforman en varias formas distintas, llamadas trofozoítos, merozoítos y esquizontes. Este ciclo, llamado ciclo esquizogónico, puede repetirse varias veces. En un momento determinado, algunos de los merozoítos se convierten en microgametos y otros en macrogametos. La fertilización se efectúa en el interior de las células del huésped. Los zigotos sufren una meiosis y se transforman en oocistos que normalmente salen del animal huésped con las heces. Sobreviven en el suelo hasta que son ingeridos por otro animal hospedador.

Algunos apicomplejos han tenido un papel importante en la historia del hombre. Los más conocidos son los parásitos de la malaria, especies del género *Plasmodium* que se transmiten a los seres humanos por medio de las hembras del mosquito *Anopheles.* En los *Plasmodium,* la fertilización tiene lugar en el intestino del mosquito. El zigoto, que es undulipodiado y móvil, se incrusta en la pared intestinal donde se transforma en oocisto resistente. Dentro del oocisto se forman, por meiosis y fisión múltiple o esporogonia, pequeñas células infecciosas, los esporozoítos, que migran hacia las glándulas salivales de los mosquitos. Cuando un mosquito pica al hombre, los esporozoítos son inyectados al torrente sanguíneo humano, donde se desarrollan a expensas del huésped (su dieta requiere hierro que obtienen de la hemoglobina humana). En el interior de una célula sanguínea, el esporozoíto se transforma en una forma distinta, llamada trofozoíto. A continuación experimenta esquizogonia, es decir, se divide rápidamente por mitosis produciendo merozoítos, pequeñas células infecciosas que se desprenden de la ya exprimida célula sanguínea y se incorporan a la circulación sanguínea. Los merozoítos infectan nuevas células sanguíneas, pasan a trofozoítos y se dividen para formar nuevos merozoítos. Después de varios ciclos de este tipo, los merozoítos se diferencian en gametos masculinos y femeninos que deben ser ingeridos por un mosquito *Anopheles* para completar el ciclo vital de *Plasmodium,* mediante la fertilización. Todos los merozoítos en el huésped humano se producen y se liberan más o menos simultáneamente, y este pulso de liberación de sucesivas generaciones es el causante de los ataques periódicos característicos de las fiebres de la malaria.

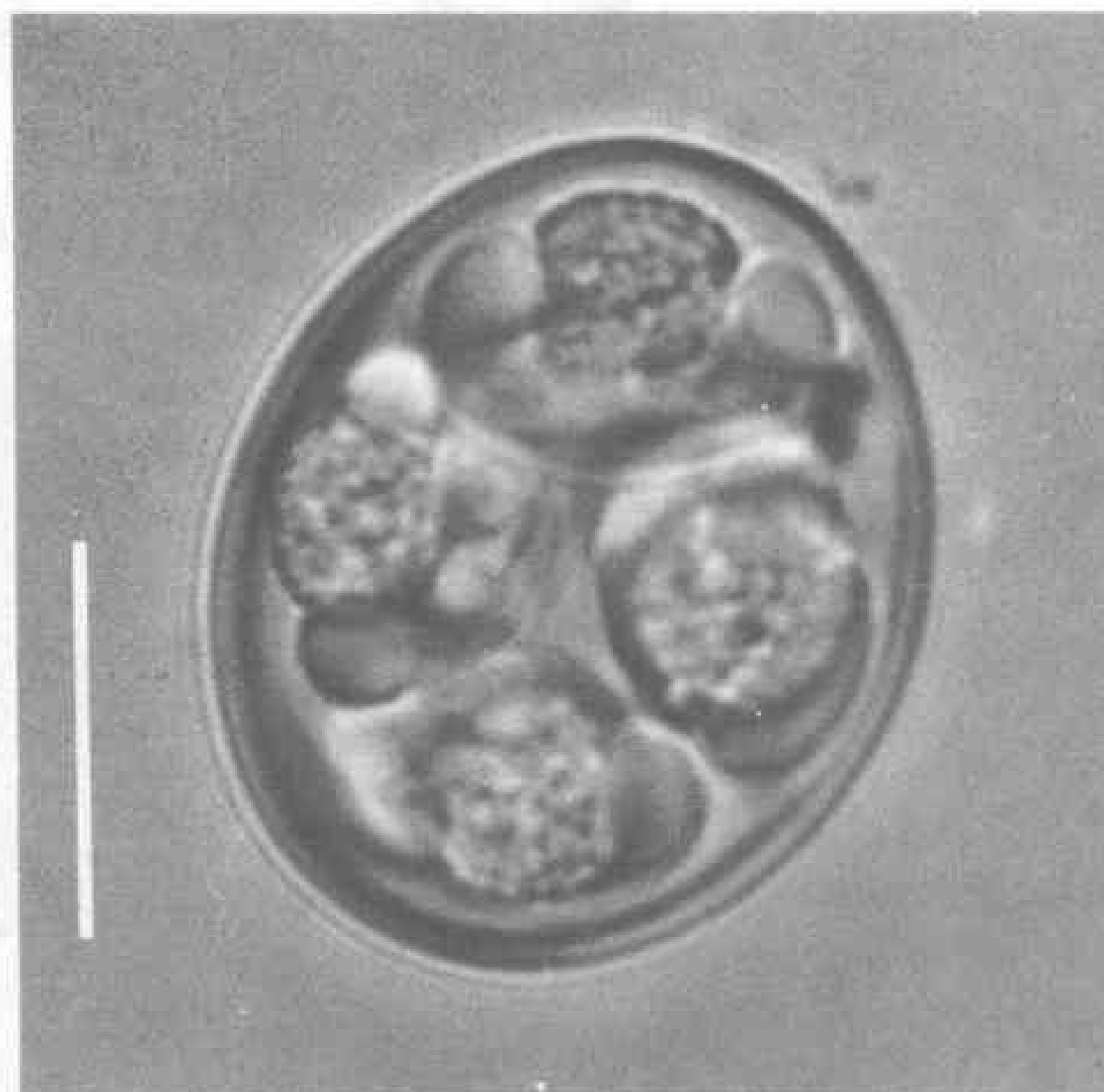
En este grupo de avanzados protoctistas hay una desconcertante variedad de ciclos sexuales y diferentes estrategias de infección. Su extensa y contradictoria terminología no es óbice para que los especialistas (básicamente los interesados en medicina veterinaria) encuentren en ellos un maravilloso campo de investigación.





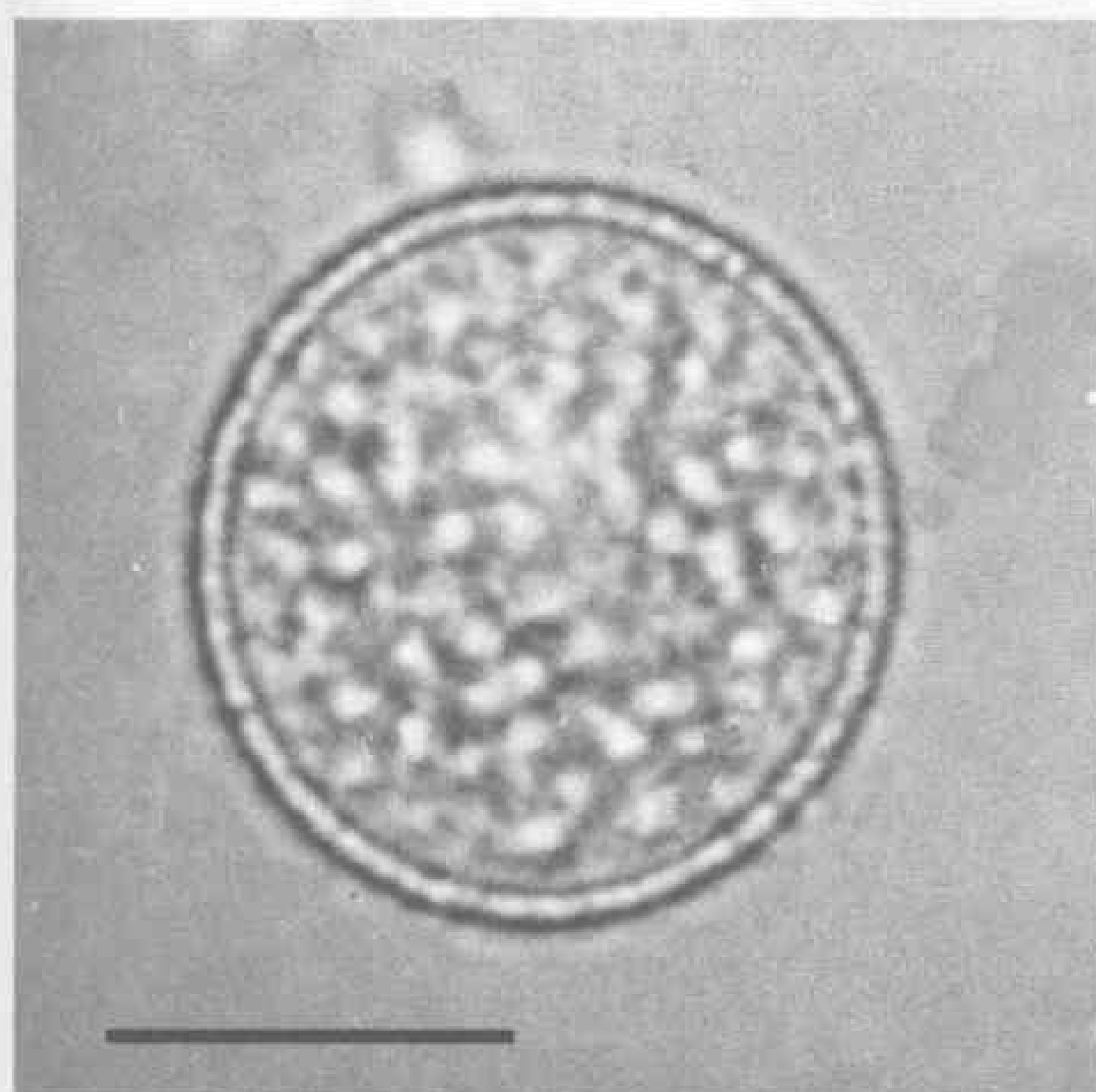


**A** Esporozoítos libres de *Eimeria falciformes.* MO, barra de referencia = 10 µm. (Cortesía de D. W. Duszynski.)



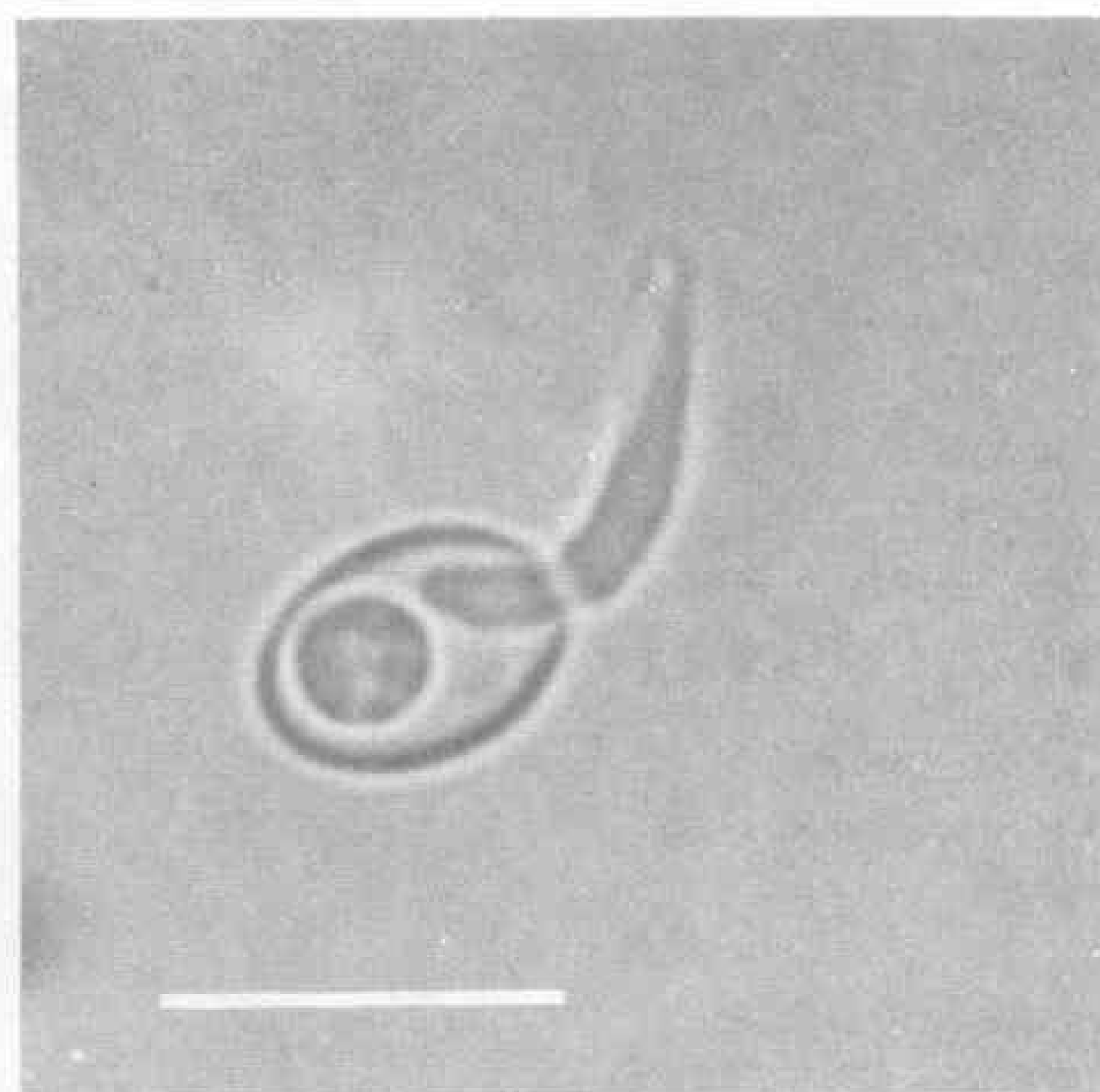


**C** Cuatro esporocistos de *Eimeria nieschulzi* en un quiste esporulado. MO, barra de referencia = 10 µm. (Cortesía de D. W. Duszynski.)





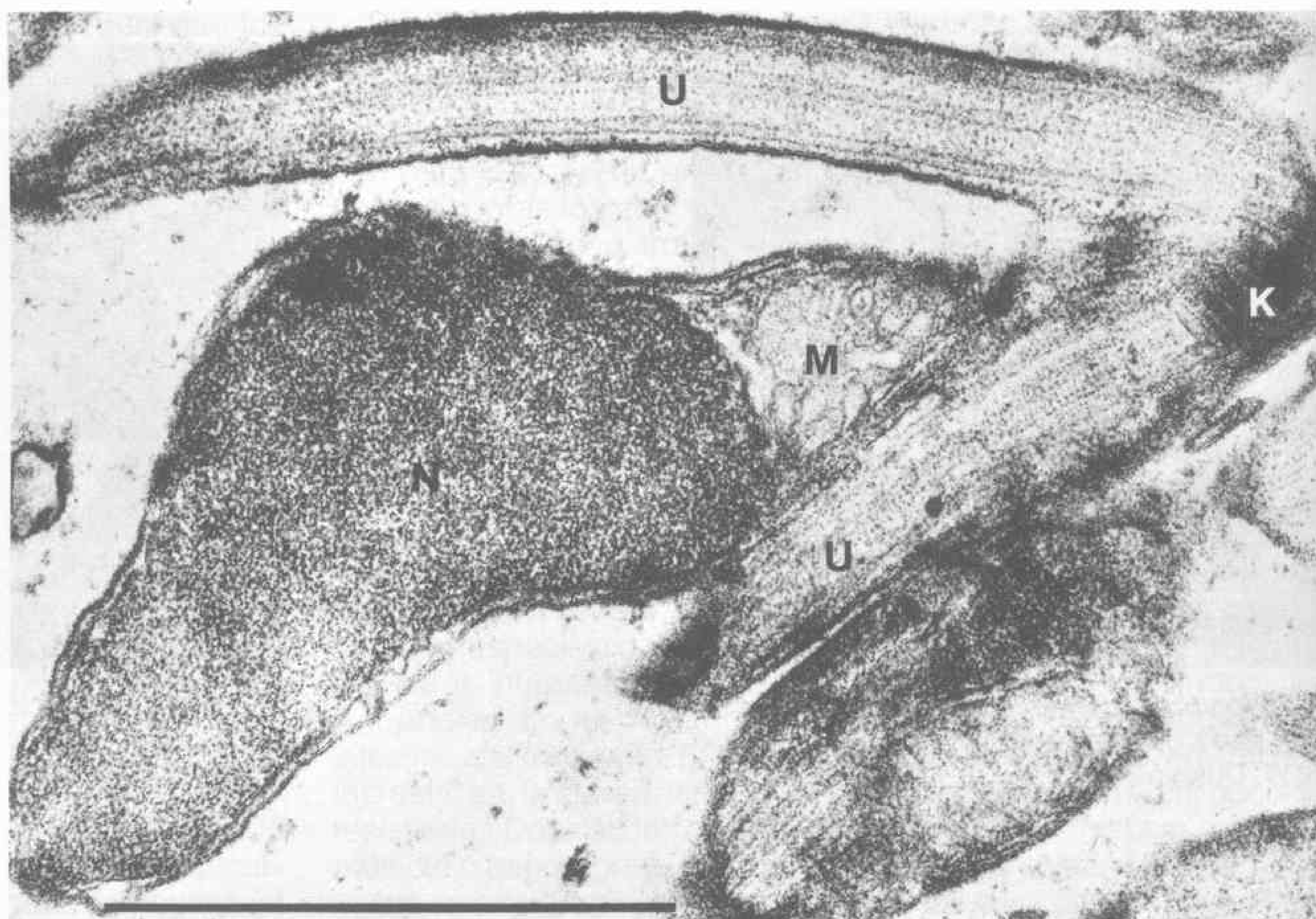
**B** Oocisto no esporulado de *Eimeria falciformes.* MO, barra de referencia = 10 µm. (Cortesía de T. Joseph.)



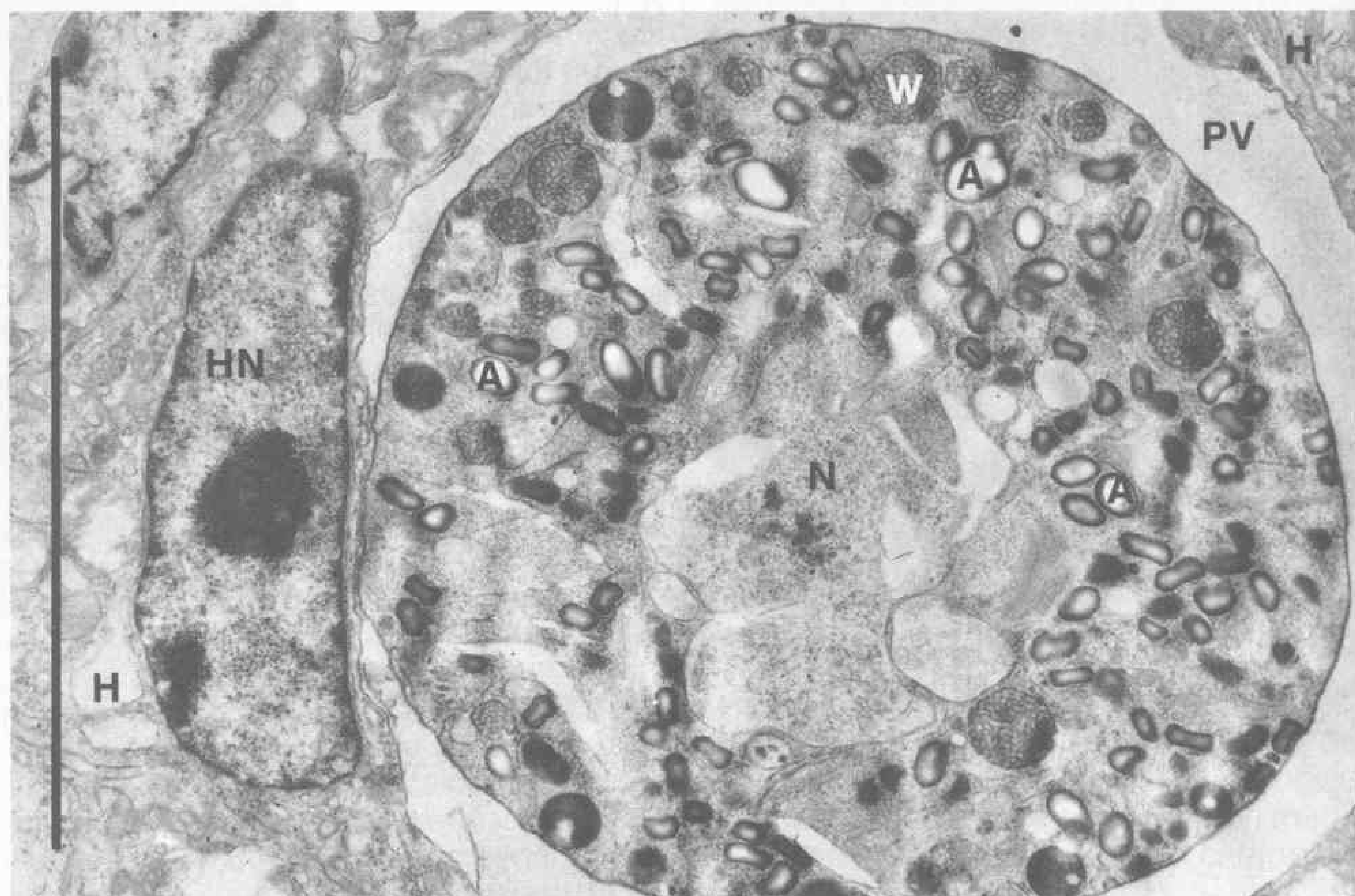


**D** Esporozoíto de *Eimeria indianensis,* saliendo de un oocisto, MO, barra de referencia = 10 µm. [Cortesía de T. Joseph (1974).]



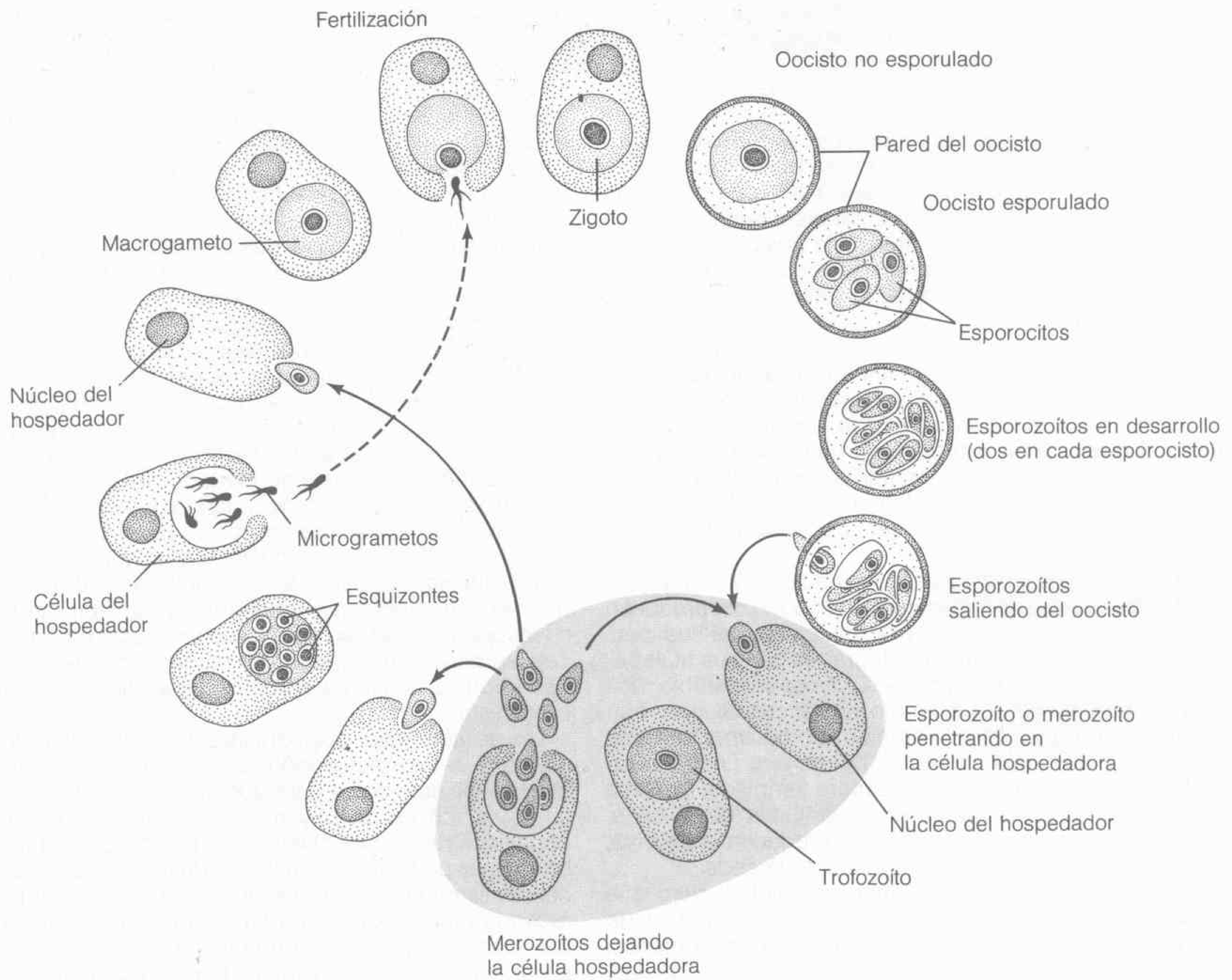



**E** Microgameto («espermatozoide») de *Eimeria labbeana*, un parásito intracelular de las palomas. N = núcleo, M = mitocondria, U = undulipodio, K = cuerpo basal. Las estructuras de encima del núcleo forman parte del complejo apical. MET, barra de referencia = 1 µm. (Cortesía de T. Varghese.)




**F** Macrogameto («óvulo») de *Eimeria labbeana*. H = célula hospedadora, HN = núcleo de la célula hospedadora, PV = vacuola parásita de la célula hospedadora, A = gránulo de amilopectina, W = cuerpos que se aglutinan para formar la pared del oocisto. MET, barra de referencia = 5 µm. (Cortesía de T. Varghese.)

**G** El ciclo vital de *Eimeria* sp. La parte sombreada del diagrama representa el ciclo esquizogónico, que puede repetirse durante varias veces antes de que algunos merozoítos se diferencien en gametos. (Dibujo de L. Meszoly.)



# Pr-20 Cnidiosporidios

Del griego, *knide,* filamento; del latín *spora,* espora.

*Ceratomyxa*
*Coccomyxa*
*Encephalitazoan*
*Glugea*
*Guyenotia*
*Helicosporidium*
*Ichthyosporidium*
*Myxidium*
*Myxobolus*
*Myxostoma*
*Nosema*
*Sphaeractinomyxon*
*Telomyxa*
*Triactinomyxon*
*Unicapsula*

Los cnidiosporidios son microbios heterótrofos, todos ellos parásitos de los animales. Se caracterizan por la presencia de una especie de filamento apical en todos los miembros del *phylum.* En la bibliografía de hace unos años, los cnidiosporidios se clasificaban junto a los apicomplejos (Phylum Pr-19) y todos ellos recibían el nombre de parásitos esporozoos. Sin embargo, difieren de los apicomplejos en varios aspectos; en particular, todos los cnidiosporidios carecen de la envoltura apical. Los apicomplejos tienen complicados ciclos vitales que suponen fases sexuales, mientras que en los cnidiosporidios no se ha observado la existencia de sexualidad. Las esporas de los cnidiosporidios no son infectivas; son un estado de reposo en su ciclo vital, apto para una diseminación exitosa.

Este *phylum* es un cajón de sastre. En él se encuentran distintos grupos que probablemente sólo se hallan relacionados entre sí superficialmente. El propio filamento apical tiene un desarrollo y unas funciones totalmente distintas entre las diferentes clases del *phylum.* En realidad, se puede discutir la posibilidad de que cada una de las clases aquí citadas (clase Microsporidios, clase Mixosporidios y clases Actinomixidios) constituyan cada una un *phylum* por separado.

Los microsporidios son parásitos intracelulares, frecuentemente de huéspedes vertebrados. Tienen una gran capacidad reproductiva. La espora, de gruesa pared quitinosa, tiene un manifiesto filamento polar y un corpúsculo infeccioso llamado esporoplasma. Cuando el microsporidio penetra en una célula, el esporoplasma sale de la espora tras ser forzado a pasar a través de un estrecho tubo hueco (derivado del filamento polar). Así pues, los microsporidios han llegado por su cuenta al descubrimiento de las agujas de inyección.

*Glugea stephani,* el organismo de la ilustración, es un parásito microsporidio del lenguado. Muchos microsporidios producen grandes tumores en una sola célula de los tejidos del huésped. Muchos de ellos se encuentran muy integrados con sus huéspedes, de modo que no son perjudiciales. Otros, en cambio, son severos patógenos, como por ejemplo el género *Glugea,* que produce tumores en los peces. También *Ichthyosporidium* se desarrolla en los peces. Los miembros del género *Encephalitazoan* son parásitos de vertebrados de sangre templada. *Nosema* es el causante de grandes daños en la industria de la seda, puesto que los organismos de este género producen la pebrina, una enfermedad de las larvas de los gusanos de seda.

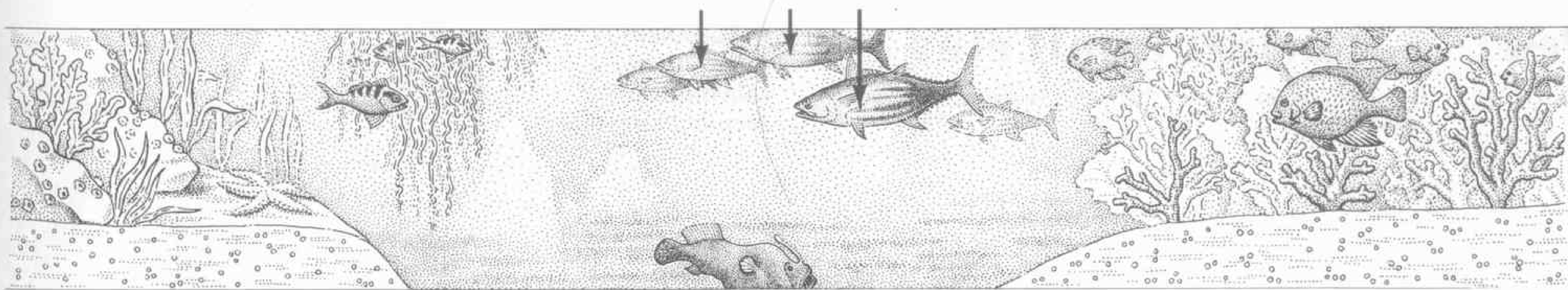
Algunos microsporidios pueden tener sexualidad, pero sus ciclos sexuales no se hallan bien documentados. Carecen de mitocondrias en todos sus estados, y algunos tienen, al menos, unos pequeños ribosomas parecidos a los de los procariotas. Los microsporidios se reproducen asexualmente en el interior de la célula huésped por medio de una fisión celular única o múltiple. Sus esporas son multicelulares, con longitudes de 10 a 15 µm. Pueden tener uno o dos núcleos por célula. El parásito de los peces, *Glugea,* se transforma en un plasmodio multinucleado. Los núcleos del plasmodio se unen sin haber formado gametos undulipodiados. Los zigotos diploides resultantes experimentan una meiosis, de la que resultan las esporas cnidiosporidias.

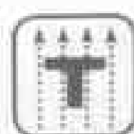
Los mixosporidios son parásitos de los invertebrados y de los peces, y pueden causar graves enfermedades. Los filamentos polares de sus esporas se hallan englobados en unas cápsulas polares o cnidocistos. De todos modos, en este grupo, los filamentos polares no se utilizan para inyectar o fijar las esporas en el tejido de los hospedadores. Las esporas de los mixosporidios son multinucleadas. Sus paredes se componen de dos o más valvas conectadas mediante suturas. El esporoplasma infeccioso emerge de entre las valvas.

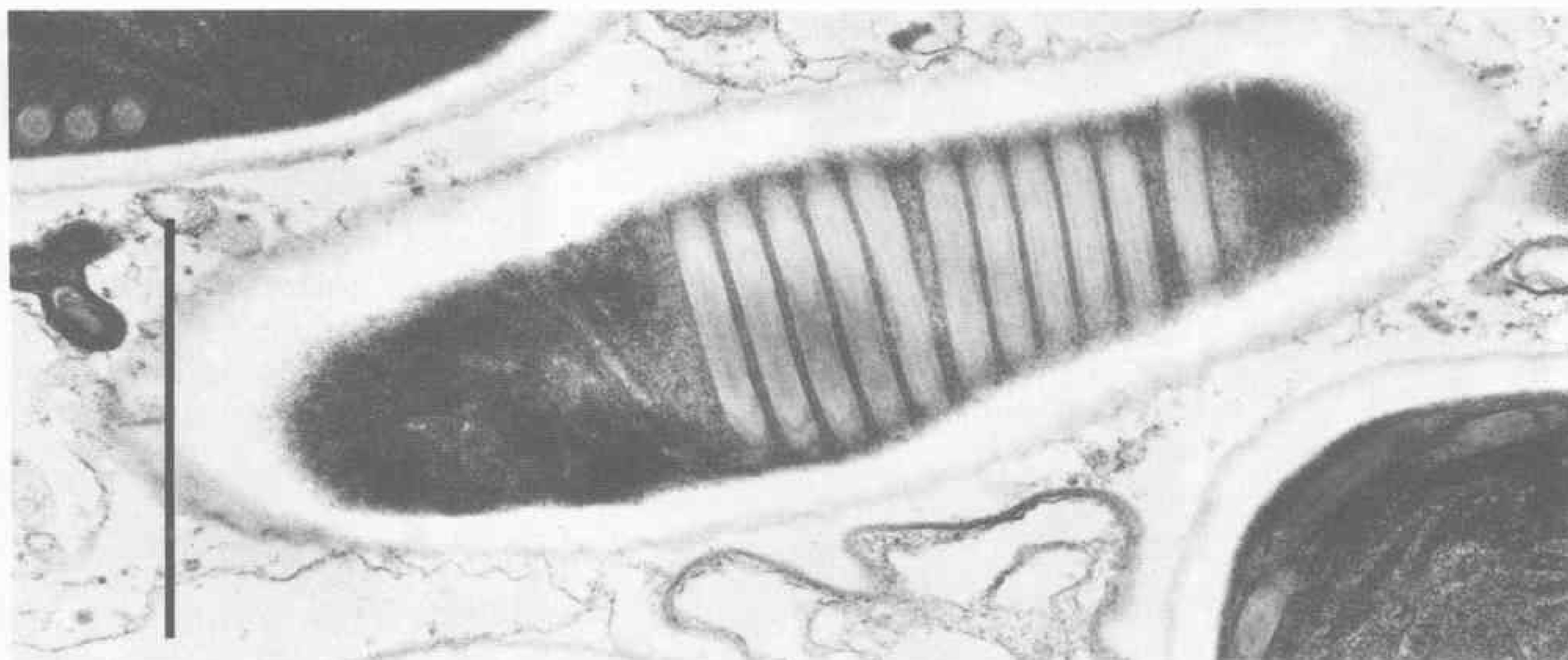
Los mixosporidios penetran a través de la piel de casi cualquier parte del cuerpo del hospedador y van abriéndose camino hasta el intestino. Allí, liberan unas formas ameboides uninucleadas llamadas amebulinas, que penetran en el tejido del huésped y son transportadas, presumiblemente por la sangre, hasta los órganos adecuados, donde forman grandes masas de aspecto desagradable que pueden alcanzar varios centímetros de diámetro. Parecen tener especial querencia por los órganos huecos, como la vesícula urinaria o la vesícula biliar, pero también infectan otros órganos como las agallas, los músculos, los intestinos, el hígado, el cerebro, los huesos y la piel. *Myxobolus pfeifferi* causa enfermedades en los barbos. *Myxostoma cerebralis* es el responsable de graves enfermedades en el salmón. Este mixosporidio vive en el cartílago y forma tumores que ejercen una presión sobre el sistema nervioso central.

El sorprendente parecido entre los cnidocistos de los mixosporidios y los nematocistos de los celenterados (Phylum A-3, Cnidarios) en su morfología, desarrollo y función, sugiere que los mixosporidios podrían haber evolucionado a partir de animales celenterados. Sin embargo, su carencia de blástula y de tejidos, nos impulsa a retener a los mixosporidios en el reino de los protoctistas.

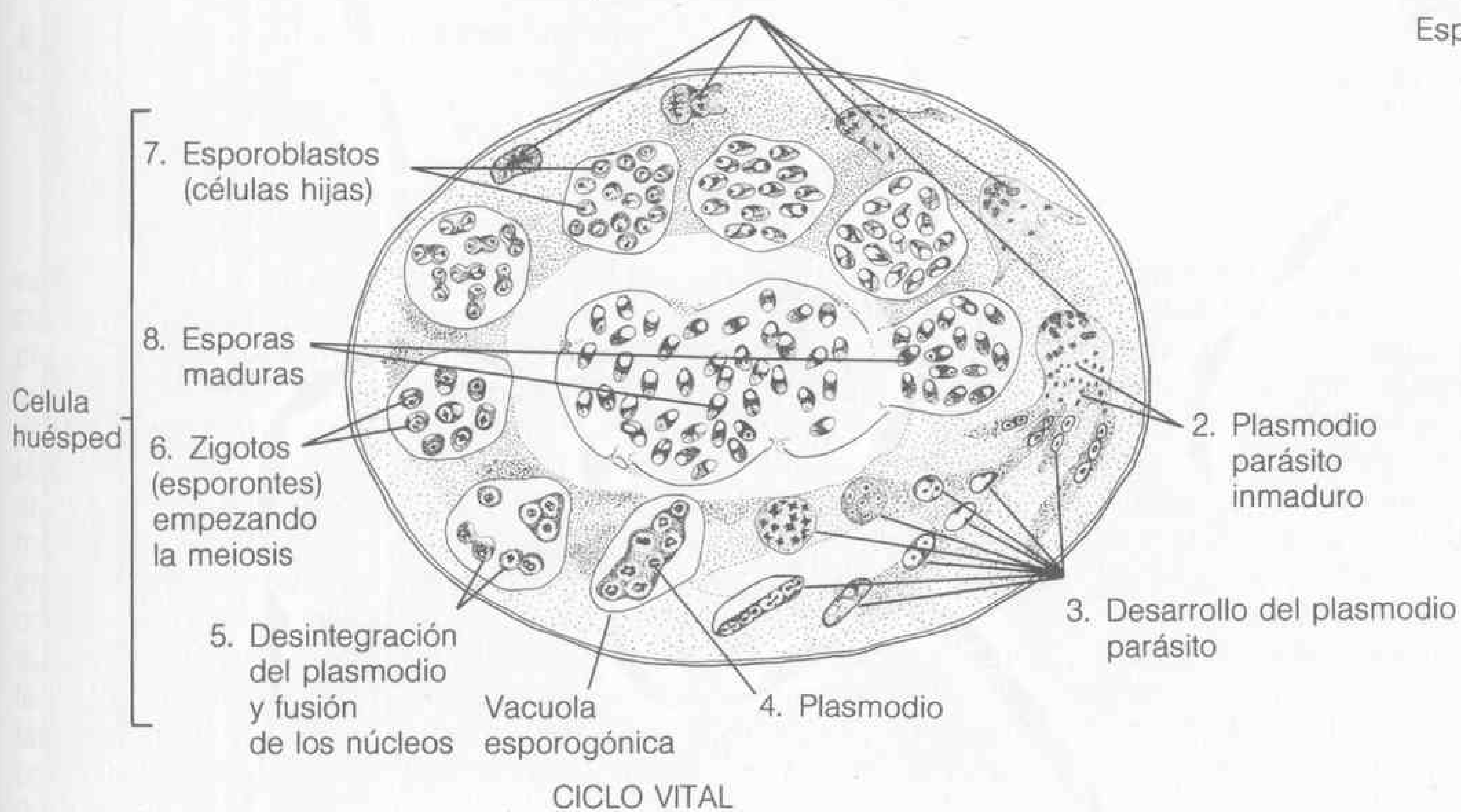
Los actinomixidios son parásitos más parecidos a los mixosporidios que a los microsporidios, pero se distinguen de ellos en grado suficiente como para que algunos científicos aboguen por su ubicación en un *phylum* aparte. Son los organismos peor conocidos de las tres clases. Son parásitos de animales invertebrados, en particular de anélidos (Phylum A-23). Sus esporas son células llamadas cnidocistos que producen los filamentos. *Sphaeractinomyxon gigas* tiene 40 µm de longitud y vive en el celoma del gusano oligoqueto *Limnodrilus. Triactinomyxon* se desarrolla en el intestino de los *Tubifex,* también oligoquetos. En ambos géneros de actinomixidios, las valvas de la espora se hallan culminadas por dos grandes ganchos para su anclaje en la célula huésped.

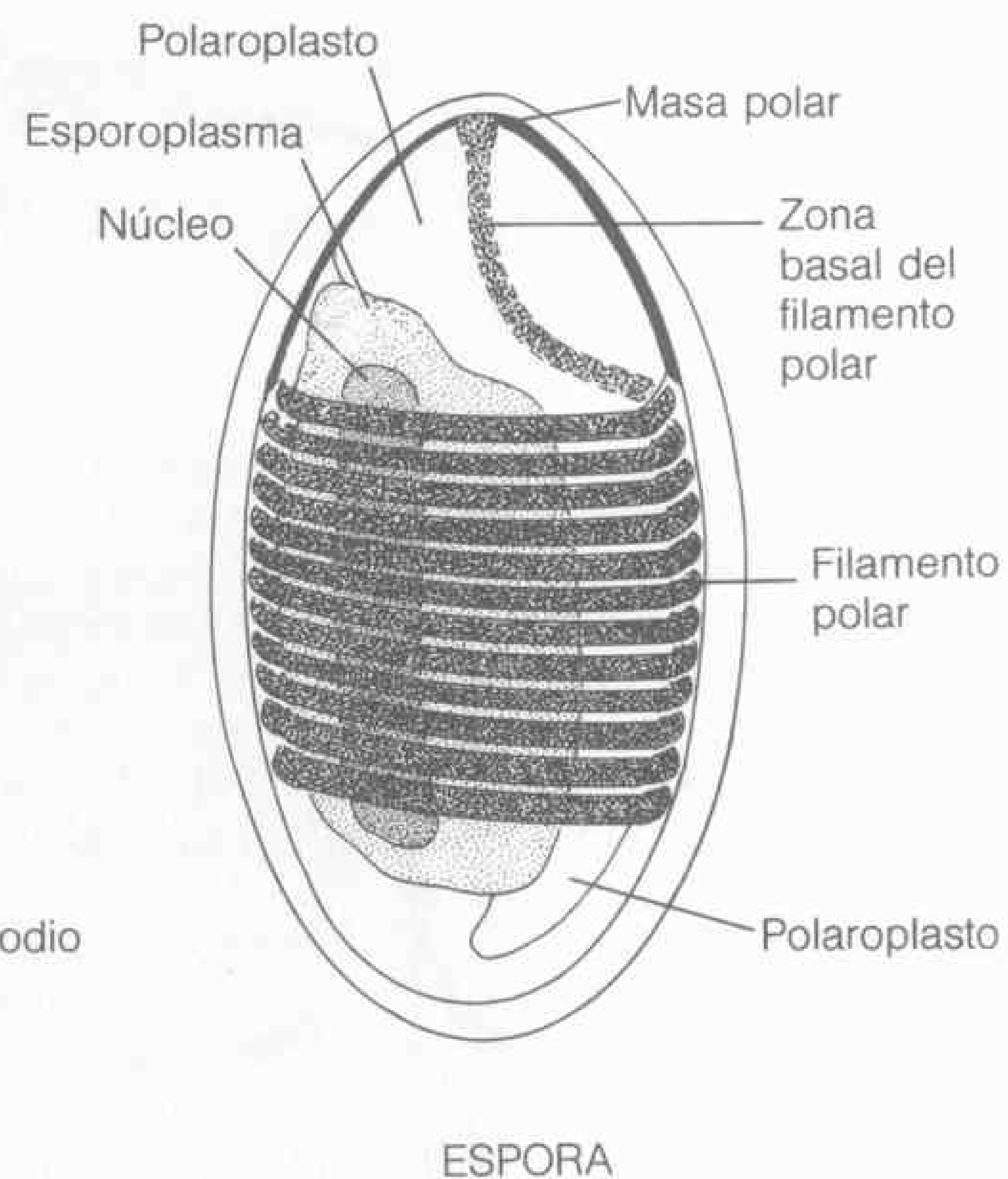






*Glugea stephani*, un parásito del pez *Platiclothus stellatus*. Ultraestructura de una espora madura. MET, barra de referencia = 1 µm. (Fotografía por cortesía de H. M. Jensen y S. R. Wellings, *Journal of Protozoology*, 19 (1972), 297-305; dibujos de R. Golder.)



# Pr-21 Laberintulomicetes

Del latín, *labyrinthulum*, pequeño laberinto; del griego, *mykes*, hongo.

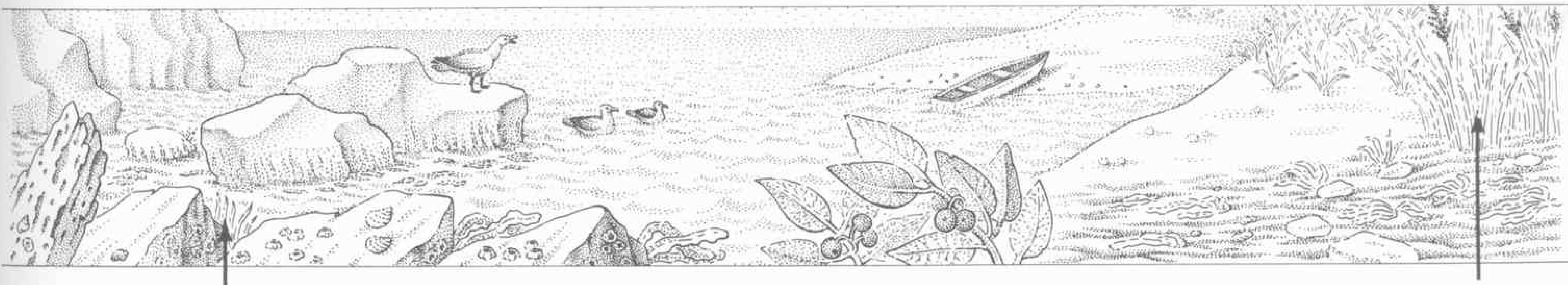
***Chlamydomyxa***
***Labyrinthorhiza***
***Labyrinthula***
***Pseudoplasmodium***

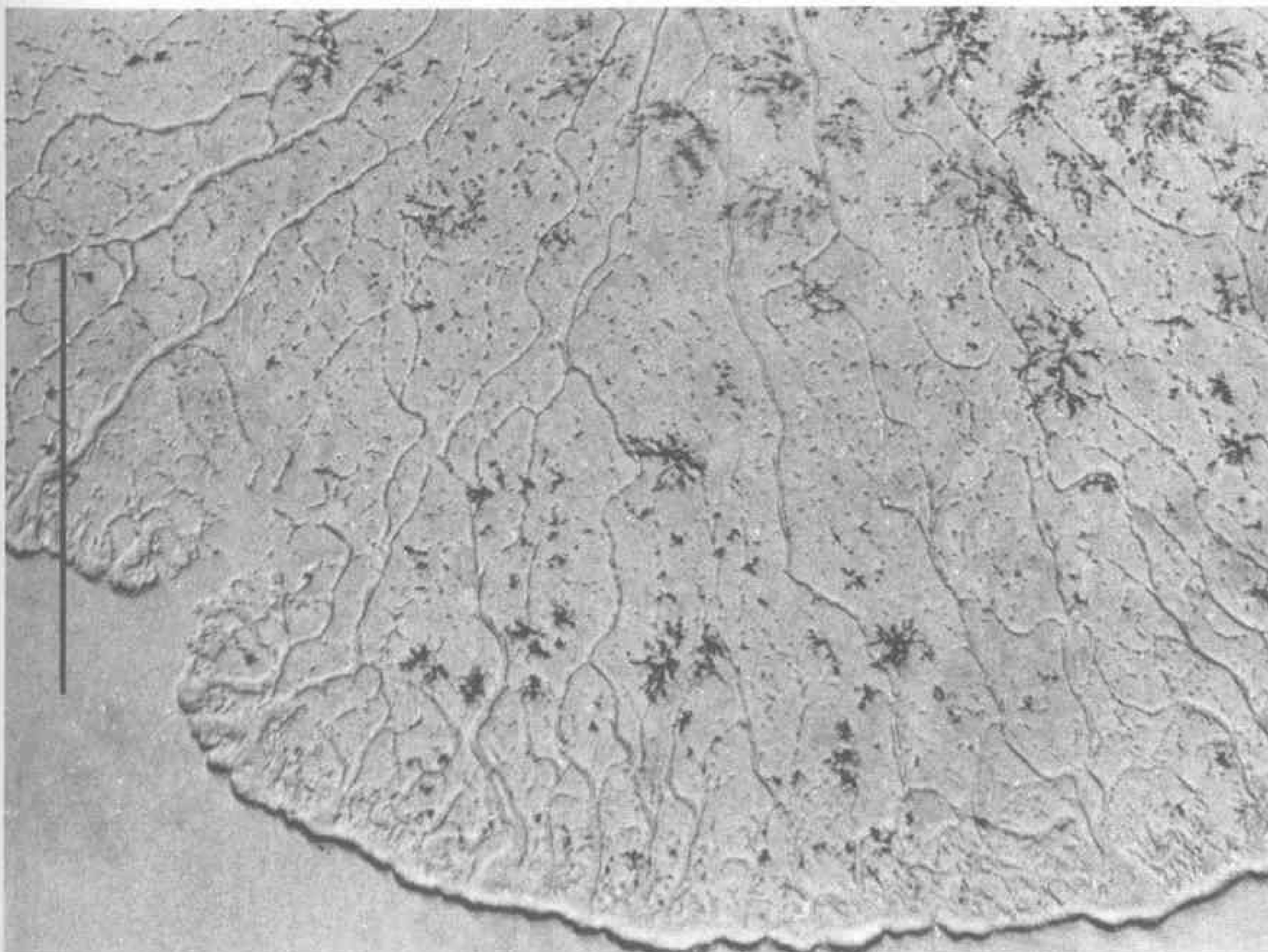
Los laberintulomicetes forman colonias de células individuales que se mueven y se desarrollan en el interior de unos retículos mucilaginosos de su propia fabricación. Sólo dos géneros han sido estudiados, las formas marinas *Labyrinthula* y *Labyrinthorhiza,* aunque se conocen también laberintulomicetes de los suelos y de aguas dulces. Algunos textos se han referido a los organismos de este *phylum* como amebas reticuladas, pero no hay nada ameboide en ellos.

Los laberintulomicetes forman colonias transparentes que pueden alcanzar una longitud de varios centímetros. A simple

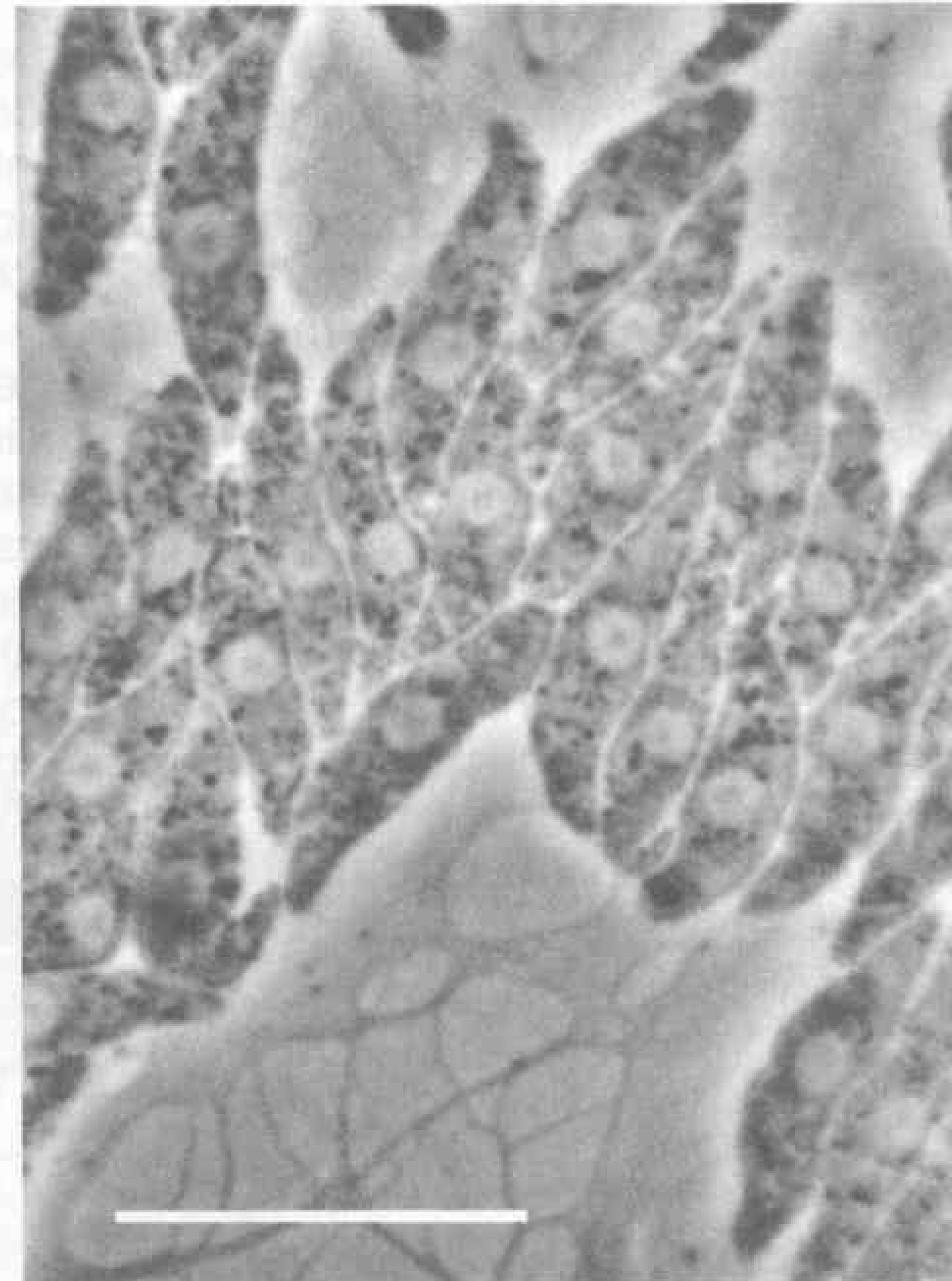
**A** Células vivas de *Labyrinthula* sp., desplazándose por su retículo mucilaginoso. MO, barra de referencia = 100 µm. (Cortesía de D. Porter.)











**B** Bordes de una colonia de *Labyrinthula* en una placa de agar. Barra de referencia = = 1 mm. (Cortesía de D. Porter.)



**C** Células vivas de *Labyrinthula* en su retículo mucilaginoso. MO, barra de referencia = = 10 μm. (Cortesía de D. Porter.)

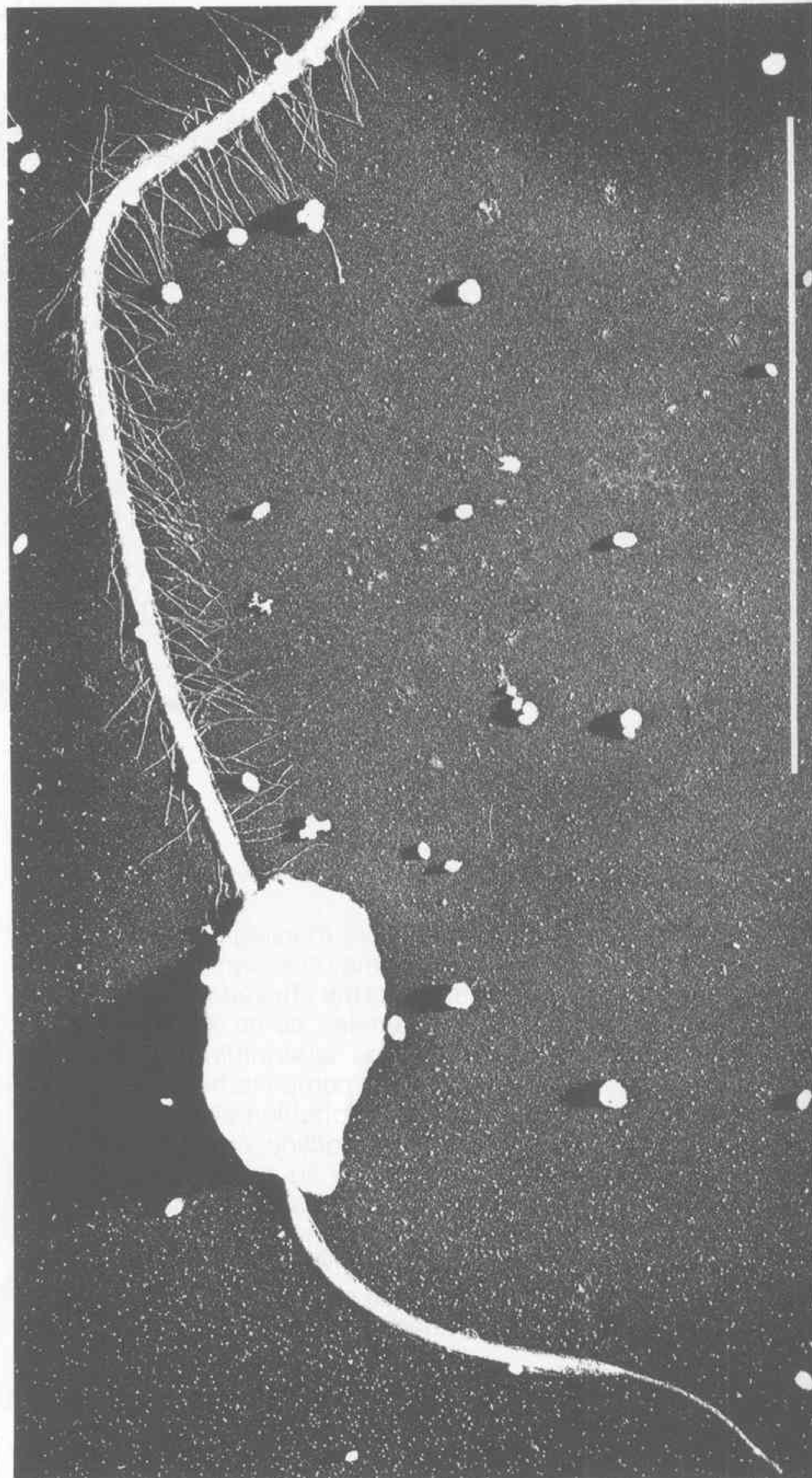
vista, estas colonias tienen un aspecto mucilaginoso que puede confundirlos con algas marinas. En una observación al microscopio, se pueden ver unas células de forma ahusada que migran de una parte a otra a través de unos túneles, como si fueran coches en una carretera. Las células de los laberintulomicetes no se pueden mover, a no ser que se hallen completamente encajadas en el carril mucilaginoso. Este carril, probablemente formado por mucopolisacáridos y proteínas de tipo actina, se va depositando frente a las células. El mecanismo de su movimiento es desconocido, pero se sabe que no se efectúa por medio de undulipodios ni pseudópodos. Parece ser que se produce una interacción entre la capa de mucílago externa y la superficie de las células en movimiento, las cuales se desplazan en su interior con cierta rapidez (con velocidades de varias micras por segundo).

Los movimientos de estas células encadenadas a lo largo de sus trayectos podrían parecer productos del azar. No obstante, cuando una fuente potencial de alimento es captada, como por ejemplo una colonia de levaduras, las células de los laberintulomicetes se dirigen hacia ella. A continuación, liberan enzimas digestivos extracelulares, y las pequeñas moléculas de alimento obtenidas se propagan a través del mucílago para alimentar a la colonia. No ingieren alimento particulado. La colonia de laberintulomicetes modifica su forma y tamaño mientras se dirige a su objetivo. El crecimiento se efectúa por división mitótica de sus células en el interior del curso mucilaginoso, seguido por la separación de las células hijas, todas ellas capaces de secretar mucílago.

Los laberintulomicetes adoptan una estrategia determinada frente a la desecación: en las zonas más viejas de la colonia se aglomeran algunas células y forman unas estructuras oscuras, endurecidas, a modo de quistes, rodeadas por una membrana resistente. Los quistes no tienen una forma o tamaño determinados, pero acostumbran a ser redondeados. Los quistes son tolerantes y esperan a que haya humedad y alimentos disponibles para abrirse y expulsar unas pequeñas células esféricas, que se transforman en células en forma de huso englobadas por una matriz mucilaginosa.

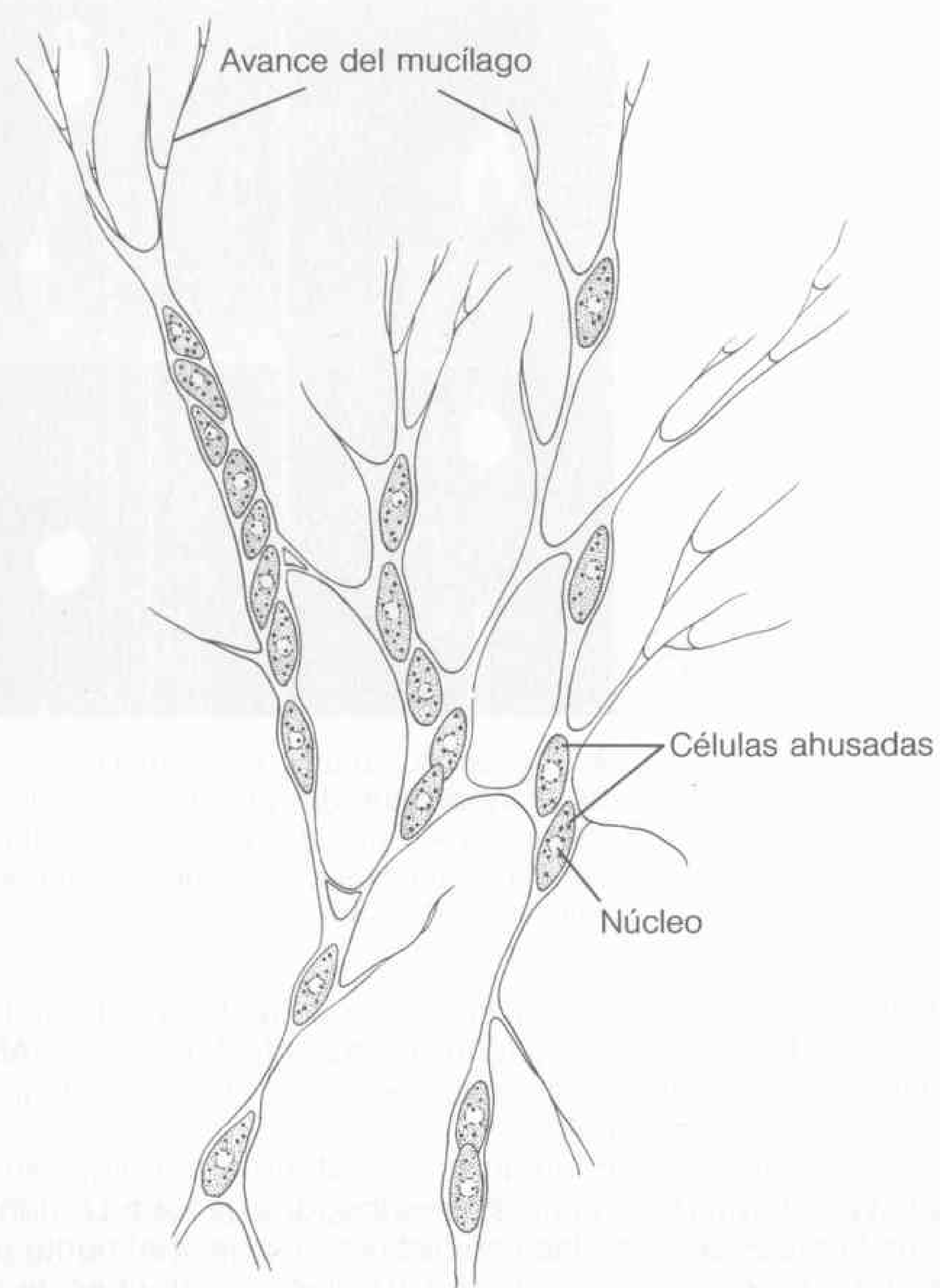
Recientemente se han encontrado estados undulipodiados en *Labyrinthula marina.* Son los resultados de una meiosis y son isogametos (no muestran diferenciación entre gametos masculinos y femeninos). Los isogametos se fusionan para formar un zigoto. Éste, tras experimentar mitosis, produce varias células hijas que se transforman aparentemente en las células del retículo multicelular, indicando que las células de los laberintulomicetes en el retículo probablemente son diploides.

*Labyrinthula* es, presumiblemente, el género mejor conocido, y ello es debido a que crece en la superficie de la planta marina *Zoostera marina* (Phylum Pl-9, Angiospermatófitos) y sobre varias algas, como *Ulva* (Phylum Pr-15, Clorófitos). Zoostera tiene gran importancia por ser el principal productor primario en las costas atlánticas, ecosistemas que sostienen importantes industrias de almejas y ostras. En algunas ocasiones, proliferaciones de *Labyrinthula* provocan una enfermedad letal en *Zoostera* y tienen, por lo tanto, un efecto muy pernicioso en la industria almejera.

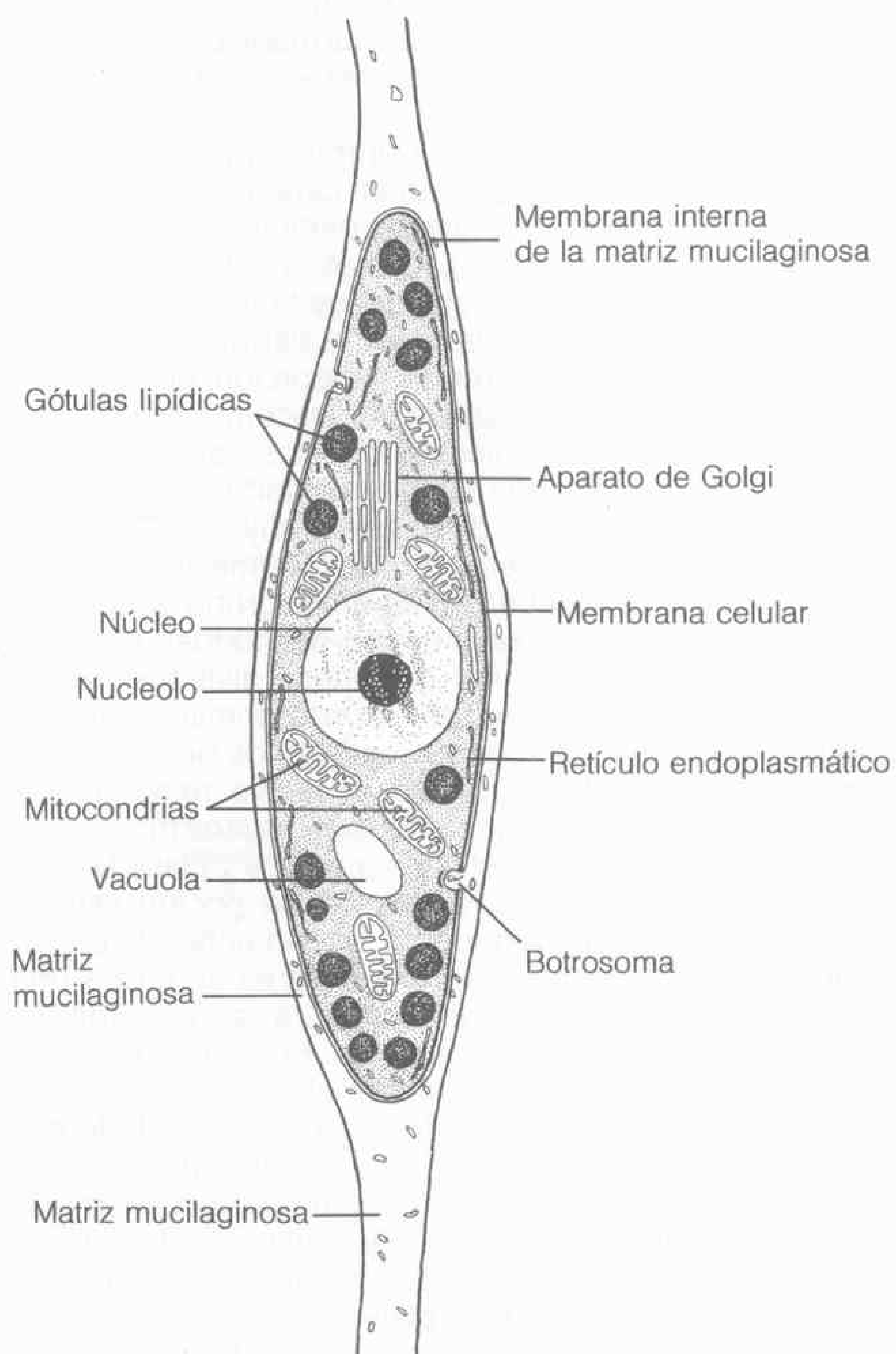


**D** Zoospora de *Labyrinthula* sp. MEB, barra de referencia = 10 μm. [Cortesía de F. O. Perkins, en J. P. Amon y F. D. Perkins, *Journal of Protozoology,* 15 (1968), 543-546.]

S




**E** Células de *Labyrinthula* en un retículo mucilaginoso. (Dibujo de R. Golder.)




**F** Estructura de una célula individual de *Labyrinthula*. (Dibujo de R. Golder.)

# Pr-22 Acrasiomicetes

## (Mixomicetes celulares)

Del griego, *akrasia,* mala mezcla; *mykes,* hongo.

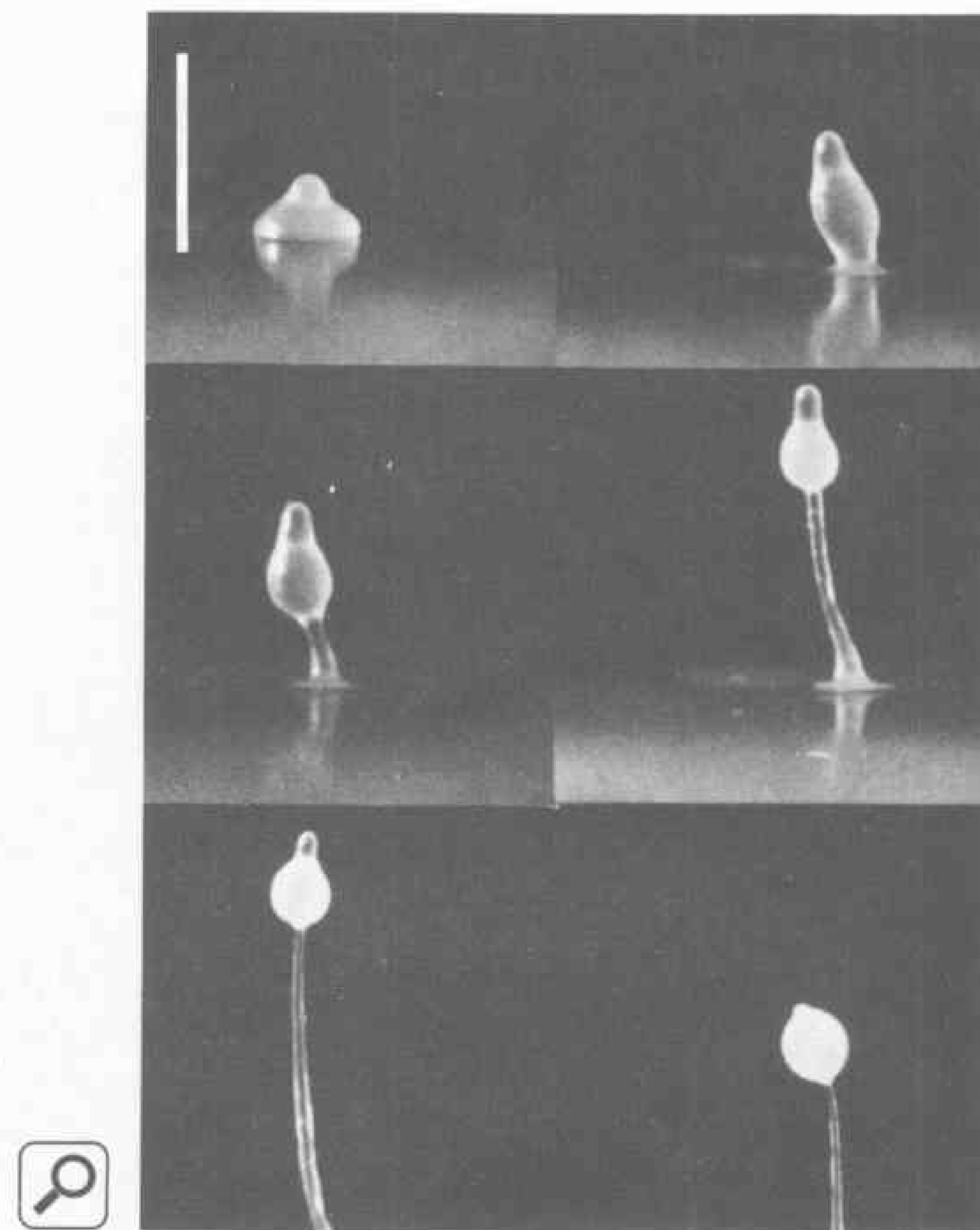
*Acrasia*
*Acytostelium*
*Coenonia*
*Dictyostelium*
*Guttulina*
*Guttulinopsis*
*Pocheina*
*Polysphondylium*

Los acrasiomicetes son protoctistas heterótrofos que se encuentran en las aguas dulces, en suelos húmedos y en vegetación en estado de descomposición, especialmente en troncos muertos y caídos. A lo largo de su ciclo vital, unas amebas que se alimentan y dividen independientemente, se agregan en una masa gelatinosa que más tarde se transformará en un cuerpo fructífero productor de esporas. Las amebas se producen al germinar las esporas.

La taxonomía de este grupo ha sido siempre muy controvertida debido a que los acrasiomicetes presentan características típicas de los animales (se desplazan, ingieren partículas alimenticias por fagocitosis y se metamorfizan), de las plantas (producen esporas en unos cuerpos fructíferos) y de los hongos (sus esporas tienen paredes celulares resistentes y al germinar producen unas células incoloras que se nutren por absorción, desarrollándose sobre estiércol y restos vegetales en descomposición). Los zoólogos los han denominado micetozoos y los han clasificado con los protozoos. Los micólogos los han llamado mixomicetes. En algunas clasificaciones, cuatro de nuestros *phyla* (Pr-21, Laberintulomicetes; Pr-22, Acrasiomicetes; Pr-23, Mixomicetes y Pr-24, Plasmodioforomicetes) se situaban en un único grupo denominado Gymnomycota o Gymnomyxa (hongos desnudos). Hace ya años, en 1868, Ernst Haeckel los consideró distintos de las plantas y animales, y propuso que eran formas primitivas que no habían evolucionado para dar lugar a organismos de alguno de los dos grandes reinos. Haeckel creó el nuevo reino de los protoctistas para acomodar a estos esquivos organismos.

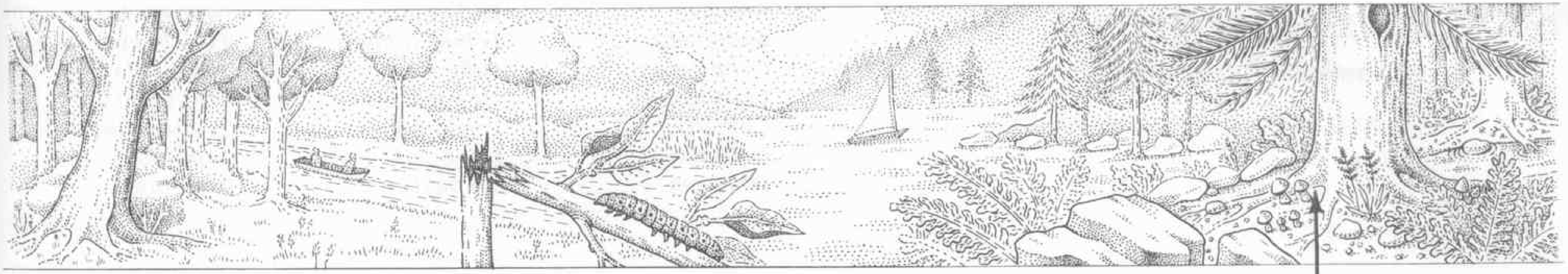
El *phylum* contiene dos clases: clase Acrasidios y clase Dicios-télidos. Los miembros de ambas clases pasan por un estadio unicelular. Las células, de tipo ameboide, se alimentan de bacterias. Por agregación de las amebas unicelulares se forma una estructura fructífera multicelular que producirá las esporas. La reproducción sexual es muy rara o ausente. En la transición del primer estadio al segundo, las células ameboides se agregan para formar un pseudoplasmodio. Un plasmodio verdadero o sincitio es una masa de protoplasma con muchos núcleos formados por mitosis, pero que no están separados por membranas. La estructura de los acrasiomicetes se llama pseudoplasmodio, debido a que sus células constituyentes conservan sus membranas y su parecido con el plasmodio de los hongos plasmodiales (Phylum Pr-23) es sólo superficial. La mayoría de los acrasiomicetes empiezan a aglomerarse cuando disminuye el alimento y reciben buena iluminación. Sin embargo, un mínimo período de oscuridad ha de seguir a la exposición a la luz, antes de que su desarrollo pueda continuar.

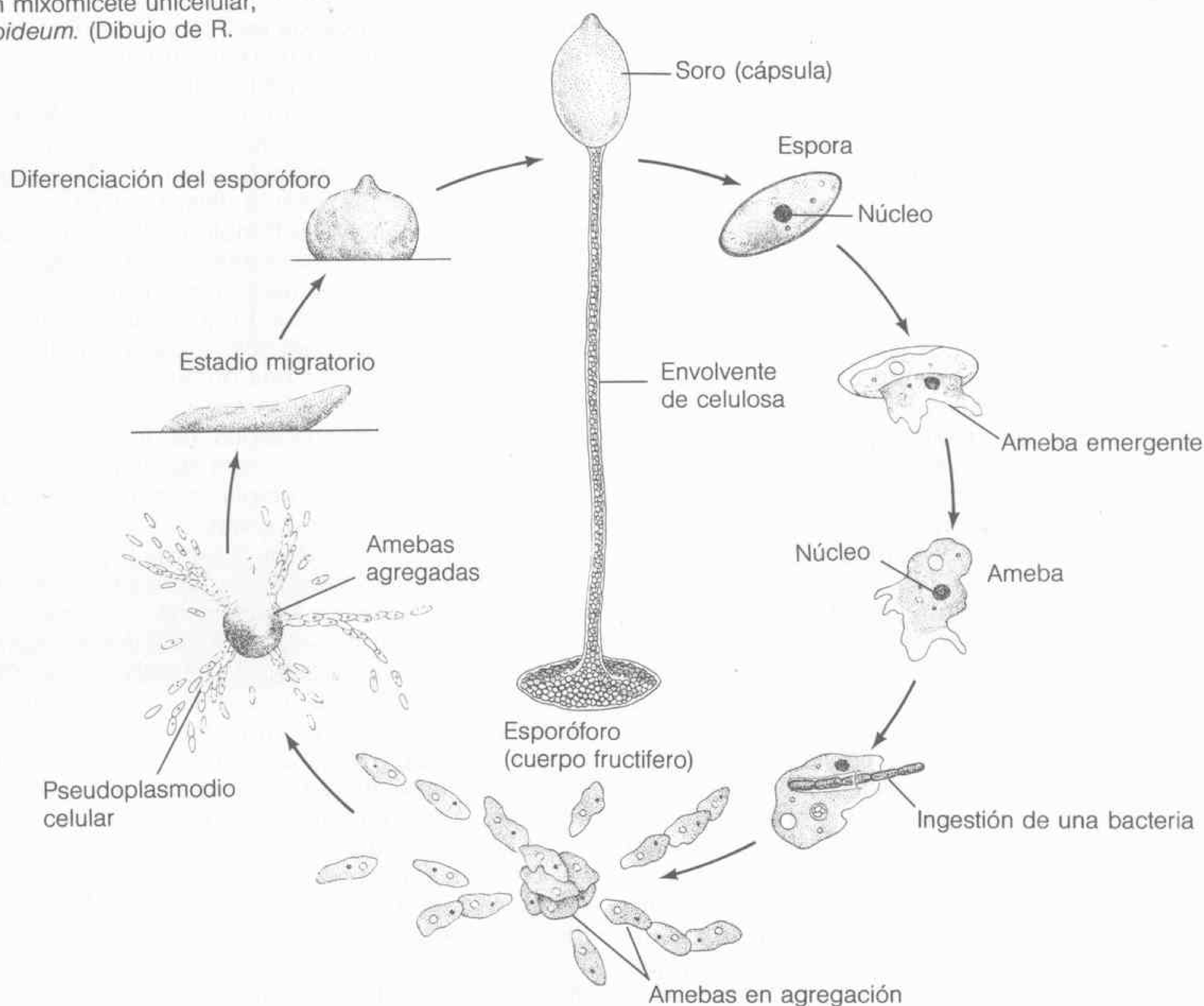
Las dos clases difieren en varios aspectos y quizá no tengan una relación directa. En la clase Acrasidios, el pedicelo se halla formado por células vivas que son capaces de germinar y que carecen de paredes celulósicas. En la clase Dictiostélidos, el pedicelo está constituido por un tubo formado por las paredes celulósicas de células muertas. Las células ameboides de los organismos de la clase Dictiostélidos se unen por la atracción que sobre ellos ejerce la molécula de adenosina-monofosfato cíclica (AMPc), mientras que las de los organismos de la clase Acrasidios no responden a este estímulo.



**A** Desarrollo de un cuerpo fructífero de *Dictyostelium discoideum.* Barra de referencia = 1 mm (Cortesía de J. T. Bonner (© 1967), publicado con autorización de Princeton University Press.)

Los acrasidios se alimentan en el estado ameboide; en este estado las amebas tienen unos pseudópodos de forma redondeada. Las familias de esta clase se distinguen principalmente por la estructura del sorocarpo, o cuerpo fructífero. En algunas de ellas, las células de las esporas son distintas de las del pedicelo; en otras, las células son semejantes. Exceptuando el género *Pocheina,* descubierto recientemente, los acrasidios no tienen undulipodios. Los organismos del género *Pocheina,* aún poco estudiados, han sido citados en la Unión Soviética y en los Estados Unidos. Viven en la corteza de las coníferas y sobre madera muerta colonizada por líquenes. Sus esporas se hallan contenidas en un ensanchamiento al extremo del pedicelo o justo por debajo del mismo, llamado soro. Las esporas, al germinar, producen células móviles, cada una de las cuales tiene dos undulipodios de igual longitud.






**B** Ciclo vital de un mixomicete unicelular, *Dictyostelium discoideum.* (Dibujo de R. Golder.)

Las células ameboides de los dictiostélidos son normalmente uninucleadas y haploides. No obstante, también han sido citadas células con más de un núcleo y aneuploides (células que contienen un número desigual de cromosomas). Algunas cepas están constituidas por células haploides estables. Las amebas tienen pseudópodos delgados y se alimentan principalmente de bacterias vivas. Cuando el suministro de alimento disminuye y la población de amebas ha alcanzado cierta densidad, las células interrumpen su crecimiento y alimentación. Por la acción de una sustancia atrayente llamada acrasina (se sabe hoy que es AMP cíclica) segregada por las propias amebas, empiezan a juntarse, acumulándose alrededor de unos centros de aglomeración. A continuación, una delicada vaina envuelve a la masa de células y se forma un pseudoplasmodio que tiene un aspecto gelatinoso. El conjunto empieza a moverse, dejando una estela de mucílago derivado de sus vainas. La migración cesa cuando halla un ambiente seco, y entonces empieza la diferenciación de la estructura fructífera. En una compleja secuencia que comporta la diferenciación pero no la división de las células, se forma el cuerpo fructífero o sorocarpo y su pedicelo celulósico.

Se conocen mejor los dictiostéludos que los acrasidios. De la primera clase se han descrito cuatro géneros: *Acytostelium, Dictyostelium, Polysphondylium* y *Coenonia.* Cada género tiene varias especies; en particular, *Dicyostelium* tiene 16 especies. *D. dischoideum* es un organismo predilecto en la investigación de los mecanismos de diferenciación en el laboratorio, ya que tiene un rápido crecimiento y su ciclo vital puede ser fácilmente manipulado.

# Pr-23 Mixomicetes

## (Mixomicetes plasmodiales)

Del griego, *myxa,* mucílago; *mykes,* hongo.

*Arcyria*
*Barbeyella*
*Ceratiomyxa*
*Clastoderma*
*Comatricha*
*Dictydium*
*Diderma*
*Didymium*
*Echinostelium*
*Fuligo*
*Hemitrichia*
*Leocarpus*
*Licea*
*Lycogala*
*Metatrichia*
*Perichaena*
*Physarella*
*Physarum*
*Protostelium*
*Sappinia*
*Stemonitis*

Al igual que los acrasiomicetes (Phylum Pr-22), los mixomicetes pasan por un estadio ameboide en el que carecen de paredes celulares y se alimentan por fagocitosis, forman estructuras fructíferas pedunculadas y tienen una apariencia fúngica. No obstante, se diferencian de los acrasiomicetes por tener una sexualidad más avanzada. Al igual que las plantas y los foraminíferos, los mixomicetes presentan una alternación entre generaciones haploides y diploides.

El ciclo vital comienza con la producción de células haploides con dos undulipodios de desigual longitud. Estas células se convierten con facilidad en unas células de forma ameboide, llamadas mixamebas, las cuales pueden reconvertirse nuevamente en células undulipodiadas. Ambos tipos de células, undulipodiadas y ameboides, pueden diferenciarse en «sexos» o tipos de apareamiento opuestos. Dos células (undulipodiadas o ameboides) se unen para formar un zigoto, el cual, por repetidas divisiones mitóticas, da lugar a una masa de protoplasma que constituirá el plasmodio. A diferencia de la estructura comparable de los acrasiomicetes, el plasmodio de los mixomicetes no es celular (sus núcleos no se hallan separados por membranas celulares).

Los plasmodios tienen el aspecto de una leve película mucilaginosa y se encuentran sobre madera caída, en la corteza de árboles y sobre otros muchos sustratos. A menudo, los plasmodios tienen una brillante pigmentación amarilla o anaranjada, pero, a pesar de ello, nunca fotosintetizan. Se alimentan absorbiendo vegetación en descomposición. Las células undulipodiadas y las mixamebas, por el contrario, se alimentan de bacterias y absorben nutrientes en disolución. El tamaño y la forma de los mixomicetes no está predeterminado; fragmentos separados del plasmodio pueden desarrollarse y alimentarse independientemente. El conjunto plasmodial sólo se desplaza por crecimiento diferencial. No obstante, es muy aparente la existencia de un movimiento balanceante de un lado al otro del protoplasma y que bajo el microscopio aparece como un flujo intraplasmodial incesante. Se cree que este movimiento contribuye a distribuir los metabolitos y el oxígeno de modo regular en el protoplasma.

Si las condiciones ambientales se vuelven más secas, el protoplasma plasmodial se concentra en agregados de los que crecerán los esporangios o esporocarpos. La meiosis tiene lugar en el interior de las esporas. En algunos casos, tres de los productos de la meiosis degeneran, y sólo el cuarto se convierte en una espora madura que al germinar puede producir tanto células undulipodiadas como células ameboides. Así pues, la mayor parte del ciclo vital de estos organismos ocurre en estado diploide; no obstante, también se ha observado el paso directo de amebas o células undulipodiadas al estado plasmodial, sin una fase de fertilización. Por ello, en cada caso debe comprobarse el estado (haploide o diploide) de la masa plasmodial.

Se han descrito unas 400 o 500 especies de mixomicetes. Caracteres taxonómicos importantes para la distinción entre las especies son: el color, la forma y el tamaño de la estructura fructífera, la presencia de pedicelo, la presencia de una estructura estéril (la columela) en el extremo del pedicelo, la presencia de gránulos o cristales de carbonato cálcico en el cuerpo fructífero y, finalmente, la estructura de las esporas. Además, en el interior del esporangio se desarrolla un sistema de filamentos anastomosados estériles (no productores de esporas) que recibe el nombre de capilicio. El capilicio difiere entre los distintos grupos de mixomicetes y se utiliza también como un carácter taxonómico. Se distinguen cinco grupos principales, considerados como órdenes por otros autores, pero que en nuestra clasificación tienen categoría de clases: clase Equinostélidos, clase Tríquidos, clase Liceidos, clase Estemóntidos y clase Fisánidos.

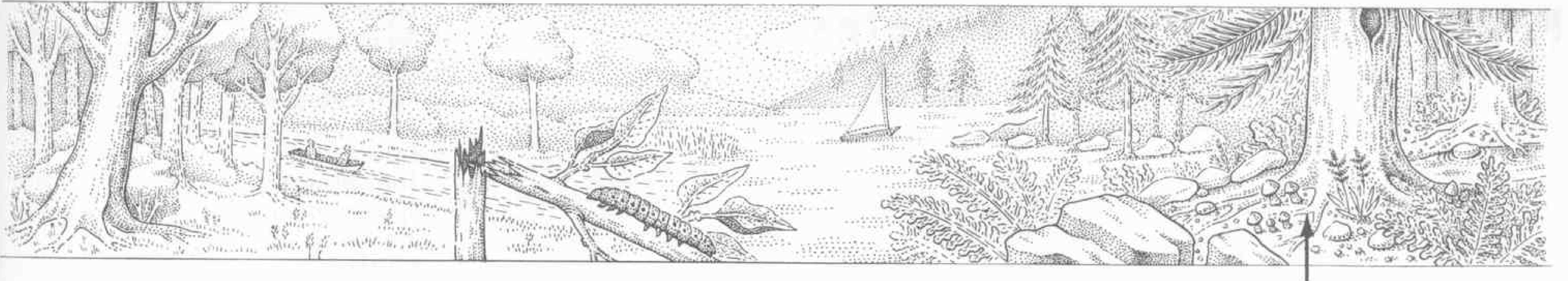
Los miembros de las tres primeras clases tienen esporas normalmente poco coloreadas y no presentan depósitos de carbonato cálcico. Los esporocarpos de los equinostélidos son muy pequeños (menores de 1 mm de altura) y tienen capilicios. Su estado diploide es un protoplasmodio, un protoplasto microscópico de tipo ameboide sin nerviación o reticulación. Los equinostélidos contienen dos familias: la familia Equinosteliídeos, con el único género *Echinostelium,* y la familia Clastodermídeos, con tres diminutas especies de los géneros *Clastoderma* y *Barbeyella.*

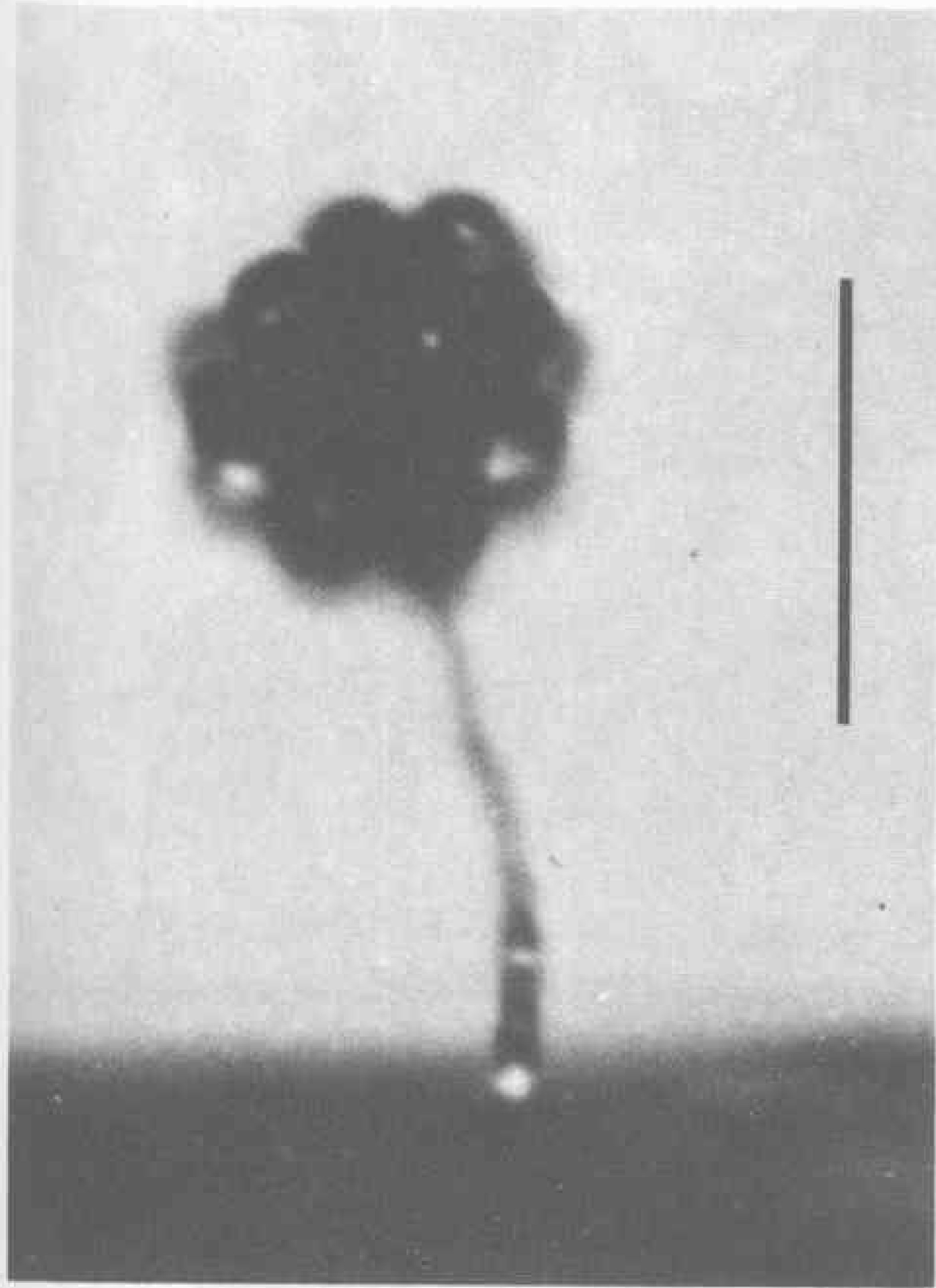
Los esporocarpos de los tríquidos tienen capilicios esculpidos. Su estado diploide plasmodial se halla entre un afanoplasmodio (plasmodio delgado e inconspicuo consistente en un retículo de nerviaciones abierto en forma de abanico) y un faneroplasmodio (estructura más conspicua y gruesa cuyas nerviaciones y zona de crecimiento son visibles a simple vista). Entre sus géneros se encuentran *Perichaena, Arcyria* y *Metatrichia.*

Los liceidos pueden ser protoplasmodiales o faneroplasmodiales. Tienen esporocarpos de diferentes formas y carecen de capilicios. Entre sus géneros más conocidos están *Licea* (con diecinueve especies), *Lycogala* y *Dictydium.*

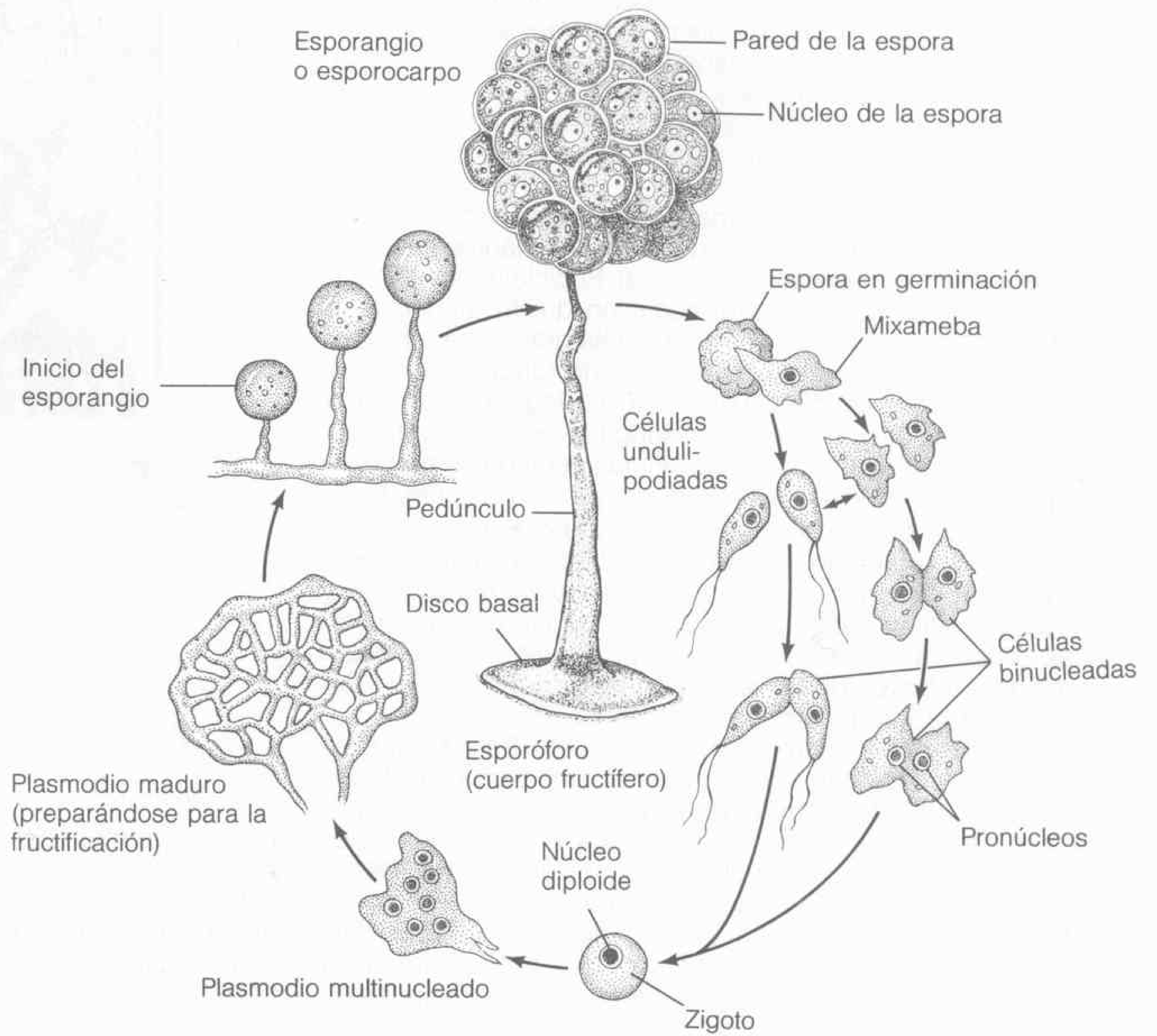
Los estemónidos, normalmente productores de afanoplasmodios, y los fisánidos, que típicamente forman faneroplasmodios, tienen esporas de colores oscuros: púrpura, marrón o negro. Estos mixomicetes son los de mayor tamaño y mejor estudiados. Los de la clase Stemontida, con los géneros *Stemonitis* y *Comatrichia,* producen esporocarpos tubulares erguidos, de color oscuro. Los de la clase Physarida tienen a menudo manifiestos depósitos de carbonato cálcico en el capilicio y en otras partes del esporocarpo. Se conocen alrededor de 85 especies del género *Physarum.* Otros géneros de esta clase son *Leocarpus, Fuligo, Didymium* y *Diderma.*

Los mixomicetes, por su activo movimiento protoplasmático y por la facilidad con que pueden cultivarse en el laboratorio, son muy útiles en el estudio de las proteínas relacionadas con el movimiento. En particular, el plasmodio de *Physarum polycephalum* ha proporcionado proteínas de tipo actina y miosina similares a los complejos actinomiosínicos de los músculos de los vertebrados.





Esporóforo y ciclo vital del mixomicete plasmodial *Echinostelium minutum*. MO, barra de referencia = 0,1 mm. (Fotografía por cortesía de E. F. Haskins; dibujo de L. Meszoly.)



# Pr-24 Plasmodioforomicetes

Del término adaptado al latín *plasmodium,* masa multinuclear protoplasmática no dividida en células; del griego *pherein,* llevar; *mykes,* hongo.

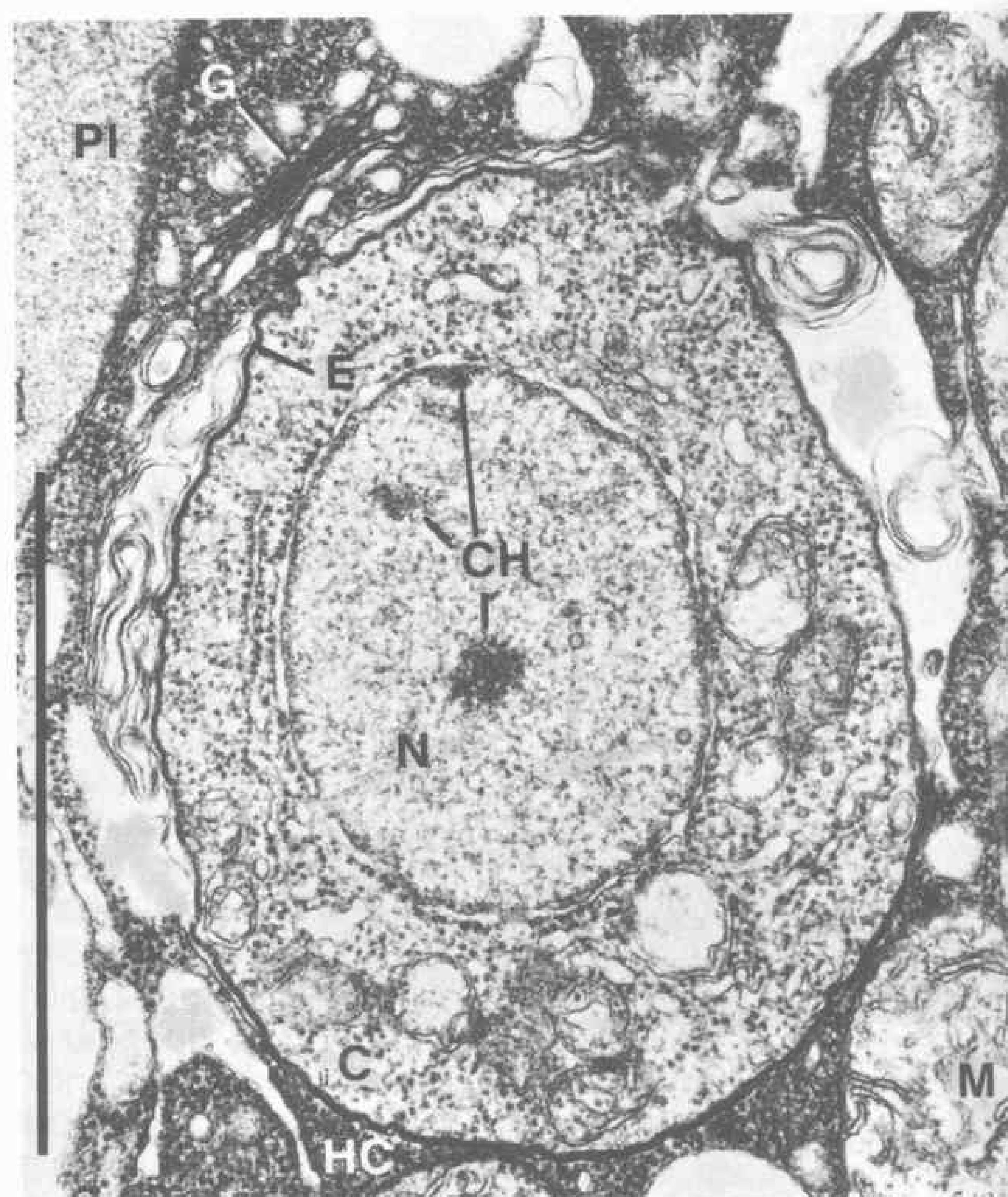
*Ligniera*
*Membranosorus*
*Octomyxa*
*Plasmodiophora*
*Polymyxa*
*Sorodiscus*
*Sorosphaera*
*Spongospora*
*Tetramyxa*
*Woronina*

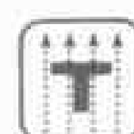
Todos los plasmodioforomicetes son microbios heterótrofos y parásitos obligados. La mayoría de las especies viven en el interior de las plantas. Estos organismos han sido algunas veces reunidos en un mismo grupo con los mixomicetes (Phylum Pr-23) debido a que su estado trófico es un plasmodio multinuclear que carece de pared celular y porque se forman zoosporas con dos undulipodios apicales. Sin embargo, estos dos grupos presentan acusadas diferencias en su ciclo vital y estructura celular.

Las células de los plasmodioforomicetes forman un huso mitótico, y desde el punto de vista genético, presentan verdadera mitosis. De todos modos, su tipo de división celular es, en ciertos aspectos, peculiar. La membrana nuclear persiste durante las fases de la mitosis. Se constriñe para formar las dos células hijas y, mientras dura el proceso, el nucleolo se alarga y se divide en dos mitades. En la metafase, los cromosomas forman un anillo plegado dentro del núcleo. Ello confiere al núcleo, en preparaciones al microscopio óptico, un aspecto claramente cruciforme. Cuando se separan los conjuntos duplicados de cromosomas, los dos anillos cromosómicos resultantes pasan a ocupar extremos opuestos en el núcleo, junto a los nucleolos producidos por división.

Aunque los ciclos vitales de la mayoría de las especies todavía no se conocen con detalle, se cree que existen estadios sexuales y que la reproducción sexual es funcional. El ciclo mejor conocido es el de *Plasmodiophora brassicae:* un quiste uninucleado germina al entrar en contacto con una planta adecuada y produce zoosporas primarias con dos flagelos de longitud desigual. Cuando la zoospora se desplaza, dirige el flagelo corto hacia adelante, mientras que el de mayor longitud es arrastrado por detrás. Esta zoospora penetra en las células del organismo huésped y en ellas cada zoospora se reproduce por divisiones binarias, formando un pequeño plasmodio primario. Este plasmodio se fragmenta en segmentos uninucleados llamados esporangios secundarios, en los que cada núcleo se divide entonces por mitosis para producir cuatro zoosporas secundarias, muy similares a las zoosporas primarias. Las zoosporas secundarias salen del plasmodio a través de un orificio en su pared o por un tubo formado por el propio plasmodio.

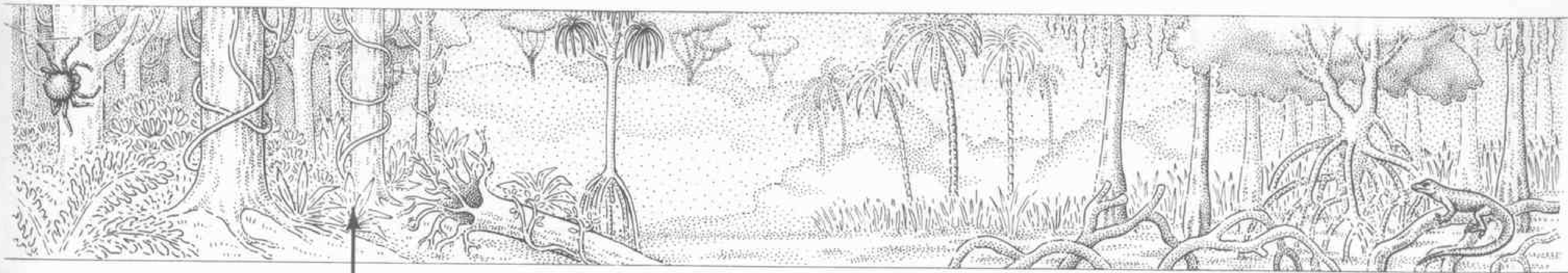
Las zoosporas secundarias se dirigen al suelo. Se cree que allí se transforman en gametos y se fusionan por pares. De todos modos, tras un período de permanencia en el suelo, las zoosporas vuelven a infectar la planta por sus raíces. En el interior de las células infectadas, y tras varias divisiones nucleares, las zoosporas producen un plasmodio secundario, que crece y se alimenta. A medida que este plasmodio secundario se desarrolla, sus núcleos van siendo menos apreciables, debido probablemente a cambios en la función y morfología de los nucleolos. Después de lo que parecen ser dos divisiones meióticas de los núcleos, el plasmodio se segmenta en quistes uninucleados, en el interior de cada uno de los cuales se forma una espora. Las paredes celulares de los quistes carecen aparentemente de celulosa, pero pueden permanecer viables en los suelos durante años antes de encontrar una planta adecuada y empezar su ciclo vital de nuevo.




**A** Estadio uninucleado (esporangio secundario) de *Plasmodiophora brassicae* en una célula de un pelo radicular de la col. Pl = plasmodio, HC = citoplasma del huésped, G = Aparato de Golgi (del huésped), M = mitocondria (del huésped), E = envoltura de la célula *Plasmodiophora,* C = citoplasma de *Plasmodiophora,* N = núcleo de la *Plasmodiophora,* CH = cromatina. MET, barra de referencia = 0,5 µm. (Cortesía de P. H. Williams.)

Los plasmodioforomicetes se alimentan principalmente por absorción de nutrientes disueltos, aunque también se han observado zoosporas que ingieren partículas. *P. brassicae* y *Spongospora subterranea* tienen importancia económica por ser los organismos responsables de graves enfermedades en plantas útiles al hombre. *P. brassicae* causa la hernia de la col y de otras plantas crucíferas. *S. subterranea* causa la formación de costras en la patata. Sin embargo, muchos otros plasmodioforomicetes



son parásitos benignos o simbiontes y no producen un perjuicio obvio en sus huéspedes.

Se conocen unas 35 especies y 9 géneros pertenecientes a este *phylum*. Los géneros se distinguen entre sí por diferencias en propiedades como la disposición de los quistes en sus células hospedadoras, la presencia y morfología de citosoros (estructuras en las que se reúnen varios quistes) y el desarrollo de plasmodios, sus tubos de salida y sus papilas (pequeñas protuberancias en los tubos de salida).

**C** Ciclo vital de *Plasmodiophora brassicae* (Dibujo de L. Meszoly.)

EN UN PELO RADICULAR
Plasmodio
Esporangio secundario
Zoosporas secundarias
EN EL SUELO
Fertilización
Plasmogamia
Fusión nuclear
Plasmodio
Estadio acariótico (núcleos invisibles, meiosis)
Plasmodio tras la meiosis (núcleos visibles)
Quistes en la célula hospedadora
EN UN PELO RADICULAR
Quiste
Germinación
Zoospora primaria
EN EL SUELO



**B** (izq.) Col infectada por *Plasmodiophora brassicae;* (der.) col normal. (Cortesía de P. H. Williams.)

# Pr-25 Hifoquitridiomicetes

Del griego *hyphos*, red, malla; *chytra*, pequeña cazuela de barro; *mykes*, hongo.

*Anisolpidium*
*Canteriomyces*
*Hyphochytrium*
*Latrostium*
*Rhizidiomyces*

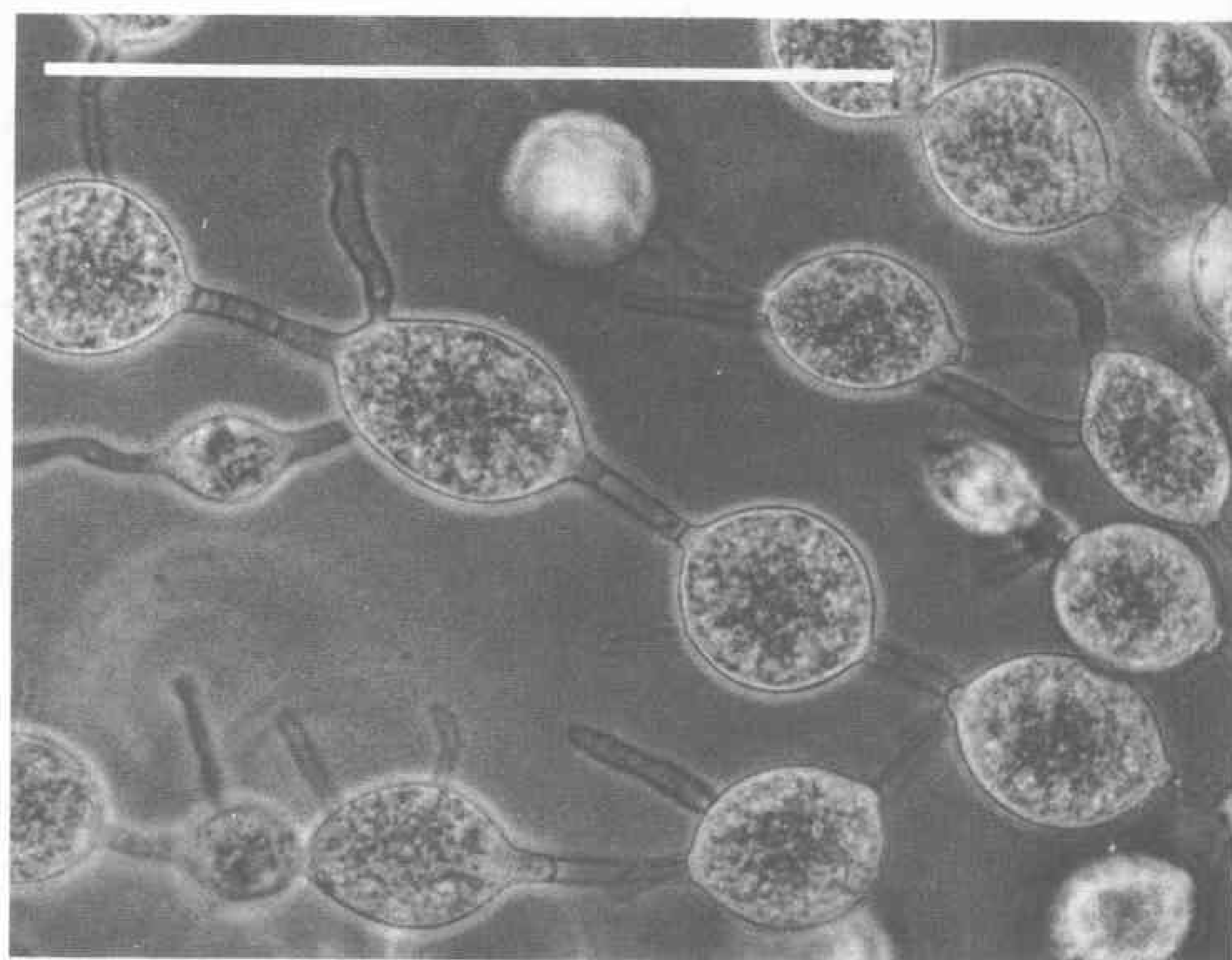
Los hifoquitridiomicetes, los quitridiomicetes (Phylum Pr-26) y los oomicetes (Phylum Pr-27) han sido tradicionalmente considerados como hongos. Estos microbios acuáticos tienen un tipo de nutrición parecida a la de los hongos: todos ellos son parásitos o saprófitos. Mediante unas delgadas hifas o filamentos, invaden los tejidos del hospedador o detritos orgánicos en descomposición, y tras excretar unos enzimas digestivos extracelulares, absorben los nutrientes resultantes. Se diferencian de los hongos, no obstante, por su producción de células undulipodiadas.

Los hifoquitridiomicetes habitan en aguas dulces. Son parásitos de hongos o algas, o viven sobre los cadáveres de insectos o en restos vegetales en descomposición. El cuerpo, o talo, de un hifoquitridiomicete puede ser holocárpico (cuando el talo pasa por entero a ser una estructura reproductiva) o eucárpico (cuando sólo una parte del talo produce la estructura reproductiva, mientras que la parte restante continúa su función somática). En las especies holocárpicas, el talo se forma dentro de los tejidos del huésped y se compone de un solo órgano reproductivo sujetado por un conjunto de rizoides ramificados (tubos con la función de raíces que penetran en el sustrato) o hifas (tubos con función alimenticia que crecen a expensas del sustrato). Ambas estructuras pueden estar, o no, septadas. En las especies eucárpicas, el talo, en lugar de estar en el interior de los tejidos del huésped, se halla en su superficie.

En cualquier caso, del órgano reproductivo o zoosporangio emergen unas zoosporas a través de unos tubos de salida. Las zoosporas de los hifoquitridiomicetes son activas nadadoras. Cada una tiene un flagelo mastigonemado («plumuloso») de inserción apical que puede moverse por medio de bruscos latigazos, o por un movimiento ondulante helicoidal. Las zoosporas nadan en busca de nuevos hospedadores o fuentes alimenticias y cada una de ellas tiene capacidad para producir un talo. Su reproducción es únicamente de tipo asexual, por medio de las zoosporas; la existencia de estadios sexuales o de esporas resistentes no ha sido confirmada.

Los hifoquitridiomicetes han sido aislados principalmente de los suelos y en las aguas dulces tropicales. Sin embargo, es probable que su distribución abarque el planeta por entero, encontrándose allí donde están sus huéspedes. Las quince especies conocidas se hallan reunidas en seis o siete géneros. En este trabajo estos géneros se han agrupado en tres clases: clase Anisolpidios, clase Rigidiomicétidos y clase Hifoquitridios.

El hifoquitridiomicete mejor conocido, *Rhizidiomyces apophysatus*, es un parásito de hongos acuáticos, por ejemplo *Saprolegnia* (Phylum Pr-27, Oomicetes). Después de que las zoosporas de *Rhizidiomyces* han penetrado en la célula huésped, pierden sus flagelos y toman una forma redondeada. No se dividen, sino que germinan, produciendo un tubo germinativo que va introduciéndose en el huésped. En una fase más avanzada de crecimiento, el tubo se divide formando un sistema ramificado de rizoides que se extienden por el tejido del huésped. Entre los

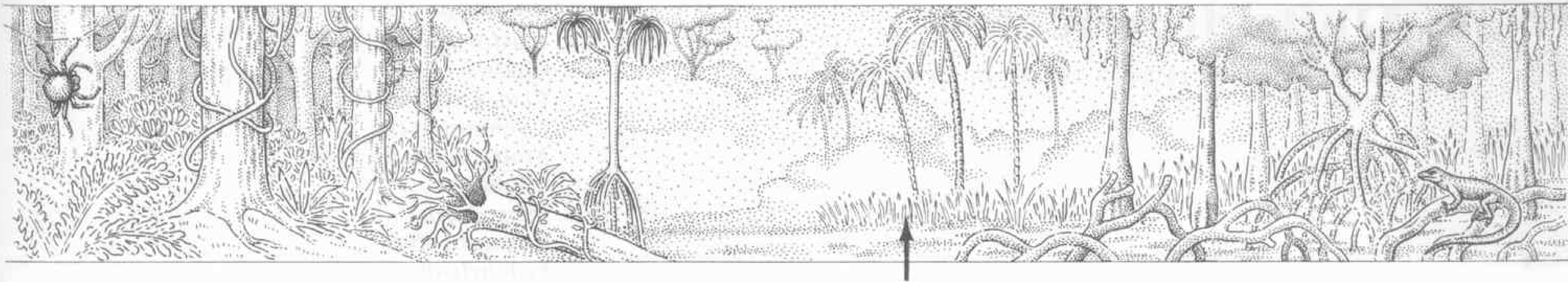


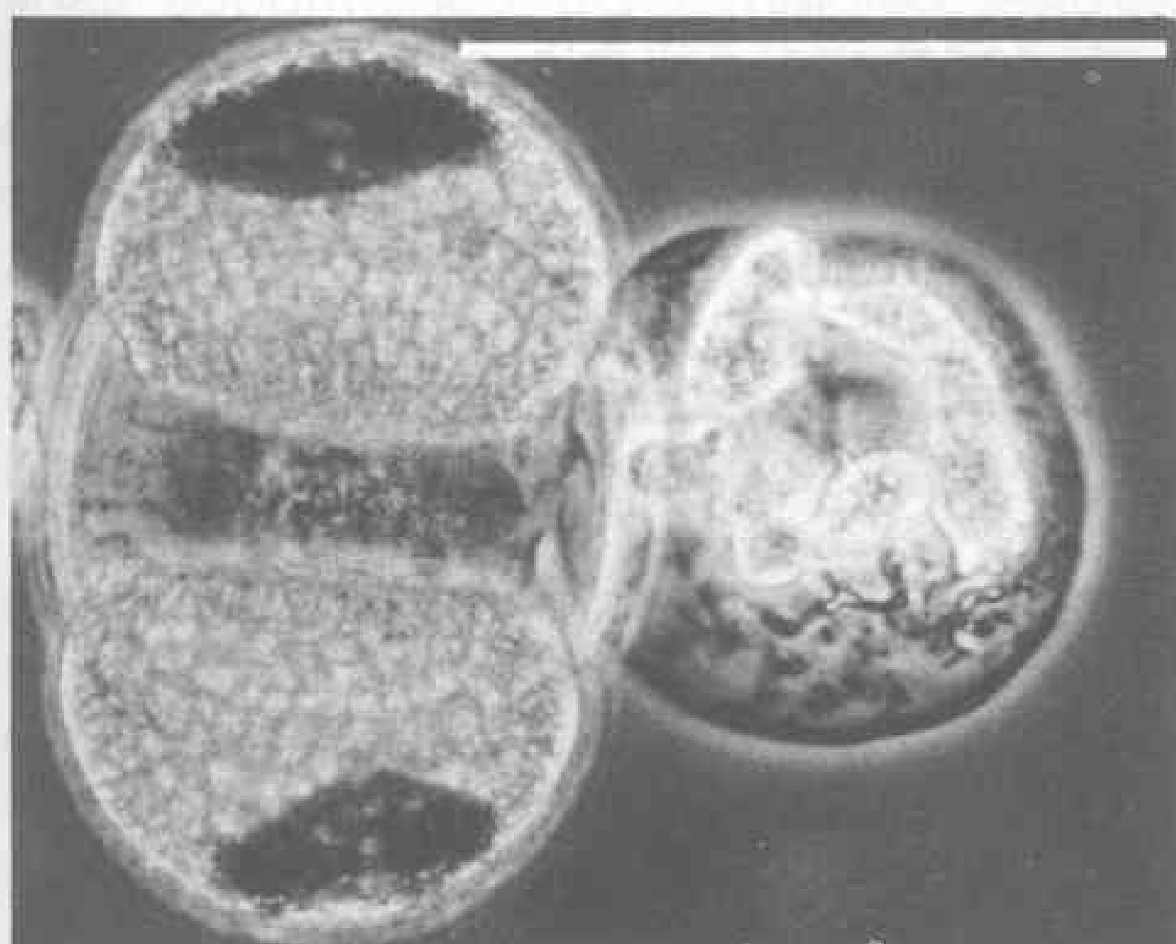


**A** Crecimiento filamentoso de *Hyphochytrium catenoides* en agar-agar. MO, barra de referencia = 0,5 mm. (Cortesía de D. S. Barr.)

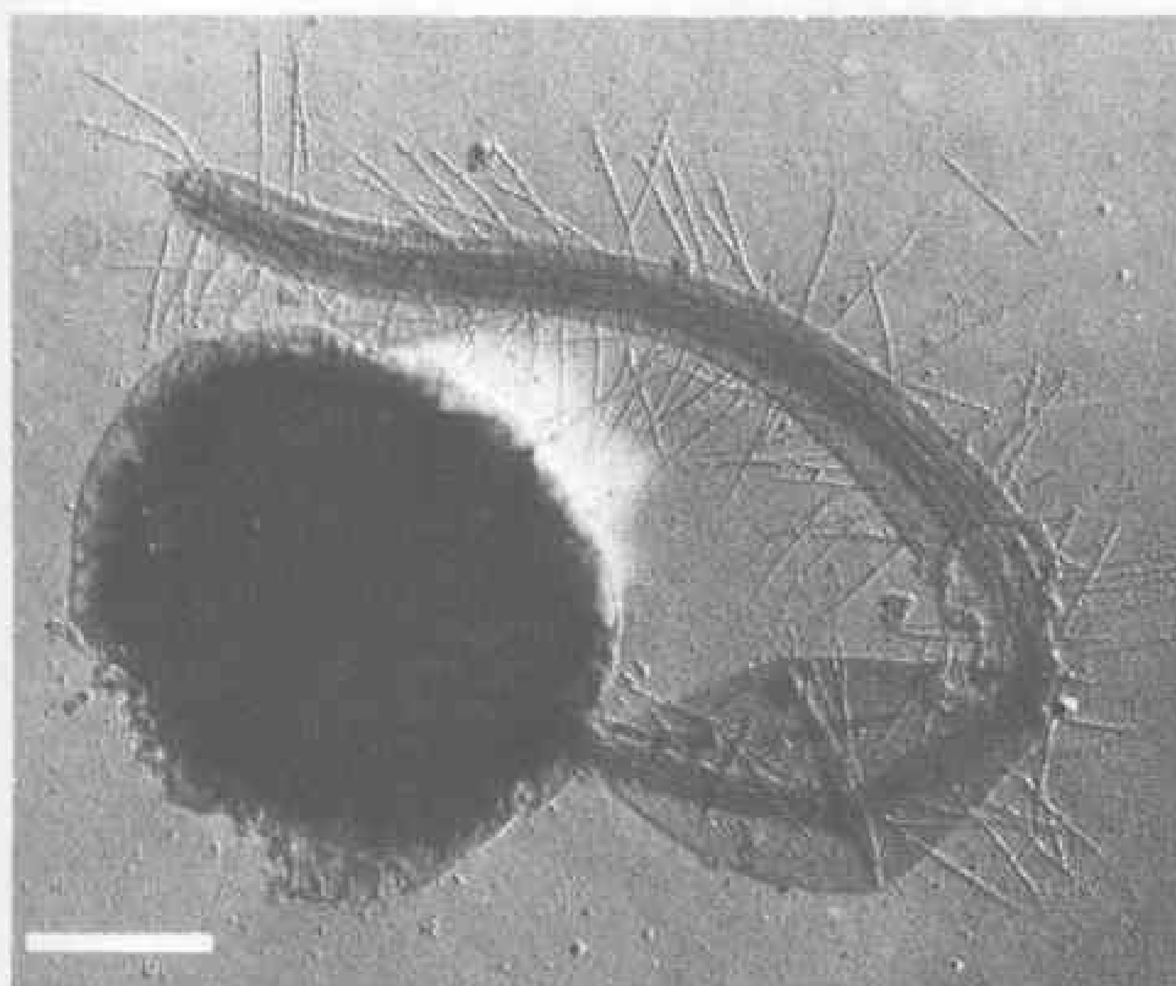
rizoides y la superficie del huésped se desarrolla un abultamiento que se transforma en una cavidad llamada la apófisis del esporangio. El esporangio crece en un extremo de la apófisis, y cuando ha alcanzado un tamaño determinado, forma una papila (protuberancia con un agujero en el medio) que se transformará en un tubo de salida. En el esporangio se produce una serie de divisiones nucleares con el resultado de la formación de una masa plasmodial. Esta masa de protoplasma multinucleado pasa a través del tubo de salida, emergiendo al exterior. Entonces se subdivide en una serie de zoosporas individuales que presentan un undulipodio dirigido hacia delante. Las zoosporas se alejan nadando para comenzar un nuevo ciclo vital.

Los detalles de los ciclos vitales de muchos hifoquitridiomicetes no se conocen bien, debido en parte a la dificultad de su observación. *Hyphochytrium catenoides*, por ejemplo, se desarrolla principalmente sobre polen de coníferas; los estadios de su ciclo vital se producen en el interior de granos de polen vacíos. Es posible que el grupo sea polifilético (derivado de más de una línea ancestral). Las paredes celulares de todos los hifoquitridiomicetes que han sido estudiados hasta el momento se componen de quitina y, en algunos, también de celulosa. En algunas especies, se sintetiza lisina según la vía del ácido diaminopimélico (como en el caso de los quitridiomicetes, Phylum Pr-26; los monera y las plantas); en otras, la lisina se sintetiza por la vía aminoadípica, como ocurre en los hongos y los animales.

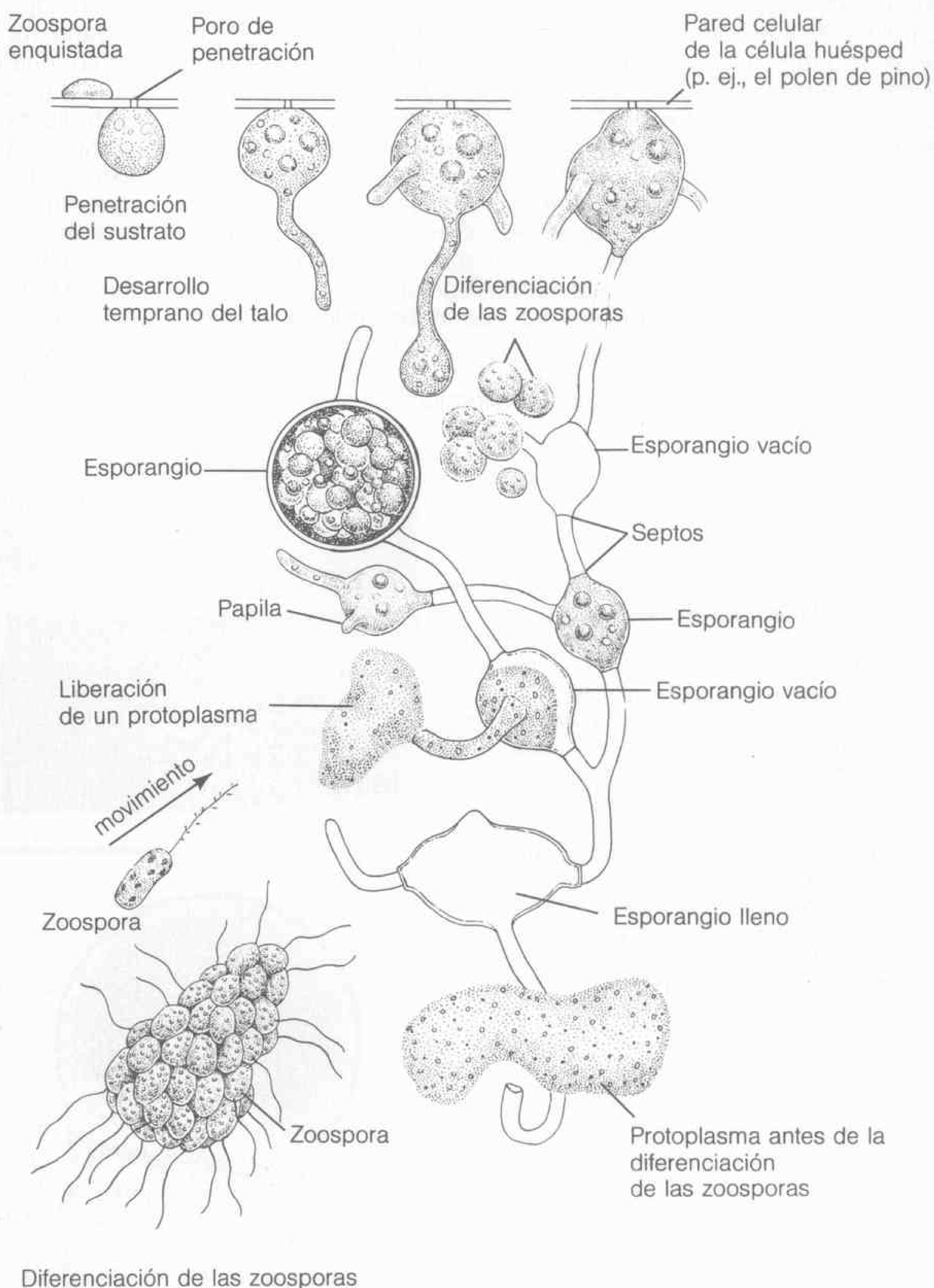




**B** Esporangio de *Hyphochytrium catenoides* en un grano de polen de pino abierto. El grano está a la izquierda, el esporangio a la derecha. MO, barra de referencia = 0,5 mm. (Cortesía de D. J. S. Barr.)



**C** Zoospora de *Rhizidiomyces apophysatum.* MET (microscopía de fondo oscuro), barra de referencia = 1 µm. (Cortesía de M. S. Fuller.)




**D** Ciclo vital de *Hyphochytrium* sp. (Dibujo de R. Golder.)

# Pr-26 Quitridiomicetes

Del griego *chytra*, pequeña cazuela de barro; *mikes*, hongo.

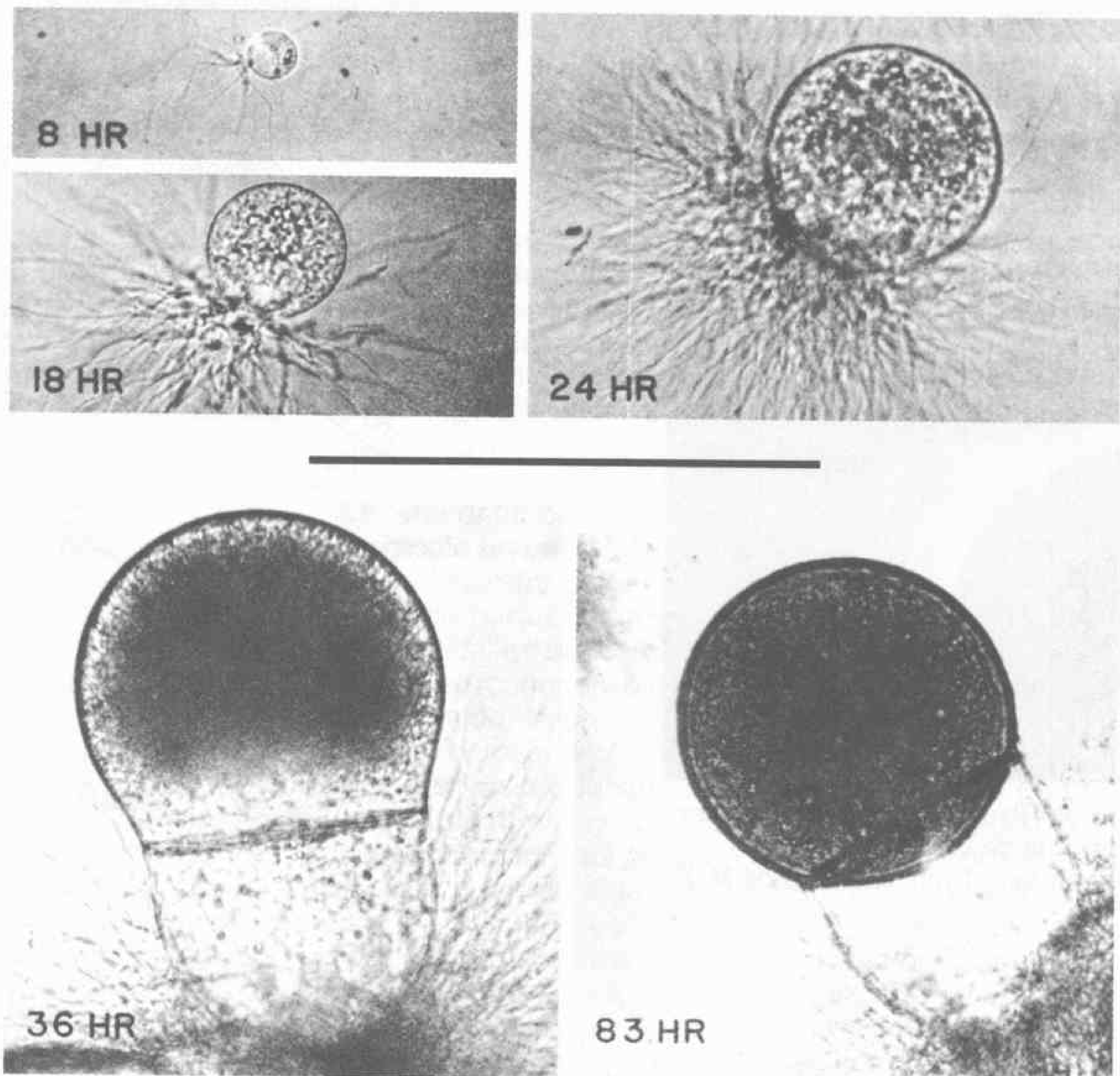
*Allomyces*
*Blastocladiella*
*Chytria*
*Cladochytrium*
*Coelomomyces*
*Monoblepharis*
*Olpidium*
*Physoderma*
*Rhizophydium*
*Synchytrium*

Al igual que los hifoquitridiomicetes (Phylum Pr-25) y los oomicetes (Phylum Pr-27), los quitridiomicetes son microbios parásitos o saprófitos que viven en el suelo o en aguas dulces. Su crecimiento y alimentación sigue el modelo fúngico: extienden unas delgadas hifas o rizoides hacia el interior de sus huéspedes vivos o en restos orgánicos en descomposición, y, tras segregar unos enzimas digestivos, absorben los nutrientes producidos. Algunos quitridiomicetes son patógenos de plantas superiores, por ejemplo *Physoderma zea-maydis*, que causa una enfermedad con la aparición de manchas oscuras en el maíz.

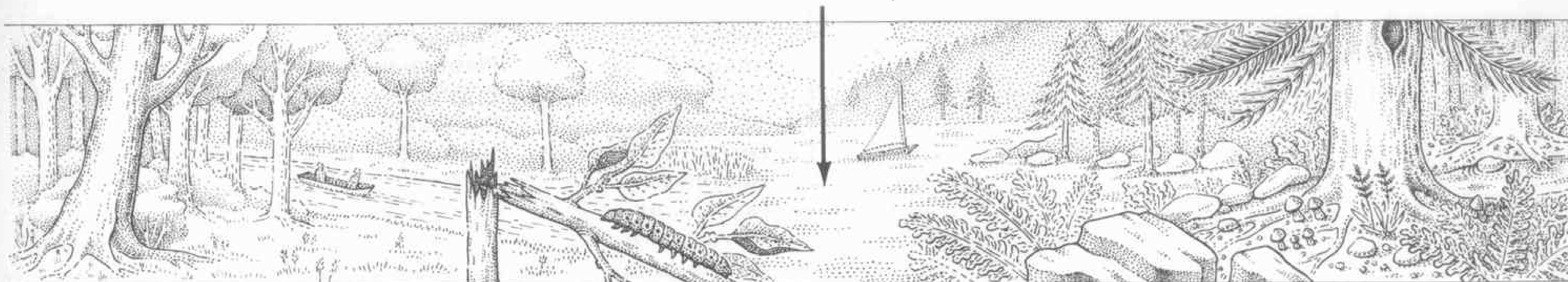
Los quitridiomicetes más sencillos crecen y se desarrollan enteramente dentro de las células de sus huéspedes. Los más complejos, y a pesar de que las partes vegetativas y asimiladoras de su cuerpo están profundamente insertadas en los tejidos del huésped, producen sus estructuras reproductivas en la superficie de éste.

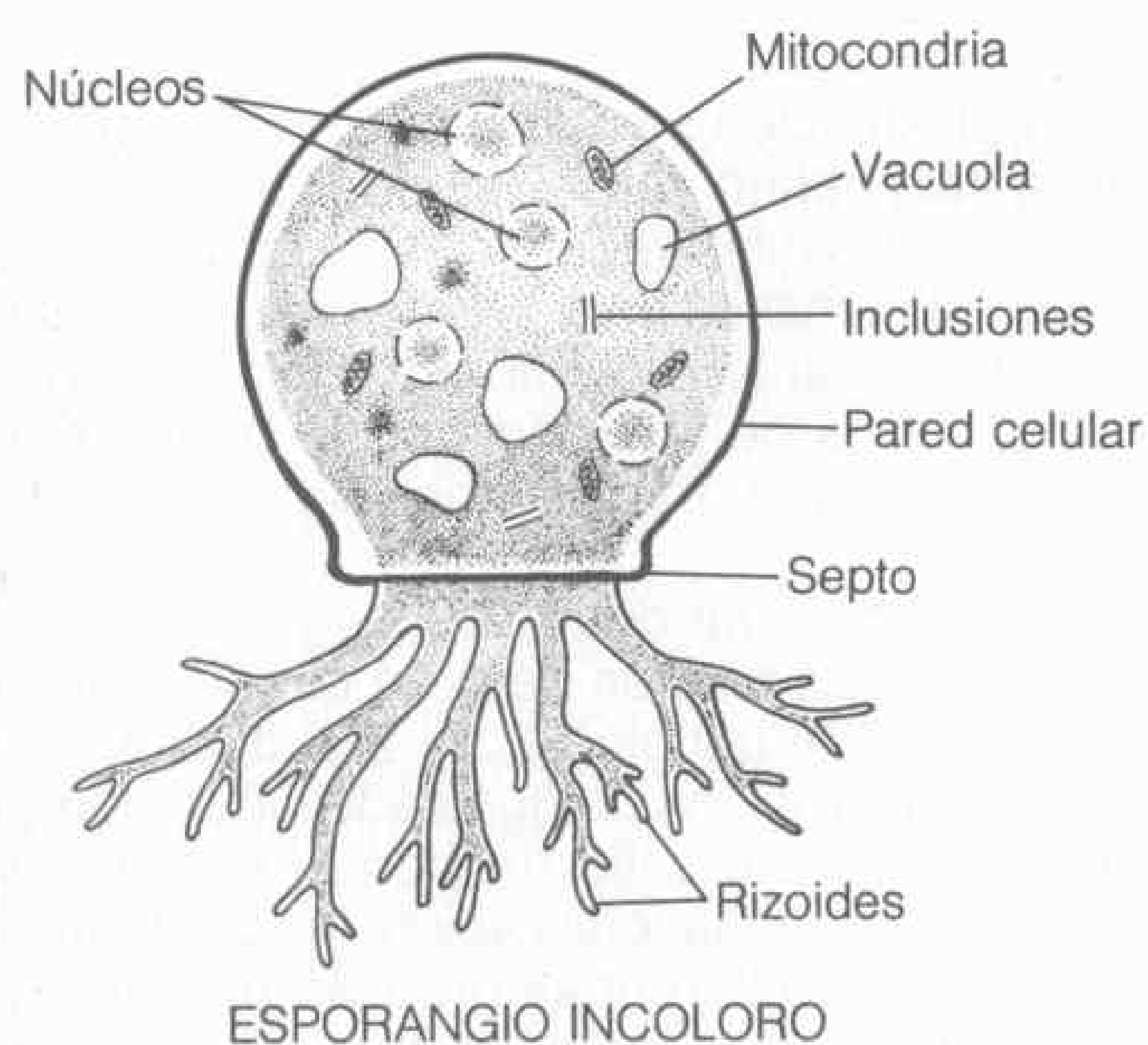
Las paredes celulares de los quitridiomicetes están compuestas de quitina, aunque algunos también las tengan de celulosa. El talo de los quitridiomicetes es cenocítico (los núcleos del talo no están separados por paredes celulares). De todos modos, cada órgano reproductivo está separado del talo por medio de un septo, una placa sólida compuesta por material del mismo tipo que el de la pared celular. Adicionalmente, las hifas de muchos quitridiomicetes tienen pseudoseptos, unas particiones regulares compuestas por sustancias diferentes de las de la pared celular exterior. Los pseudoseptos tienen características más propias de tapón que de lámina y normalmente no forman segmentaciones totales.

A diferencia de los hifoquitridiomicetes, los quitridiomicetes tienen estadios sexuales. Los gametos que se unen para formar el zigoto pueden ser iguales o diferentes; uno de ellos, como mínimo, es móvil. Un típico gameto móvil de quitridiomicete tiene un undulipodio liso posterior. El zigoto se convierte en una estructura de reposo. En algunas especies, esta estructura libera espo-

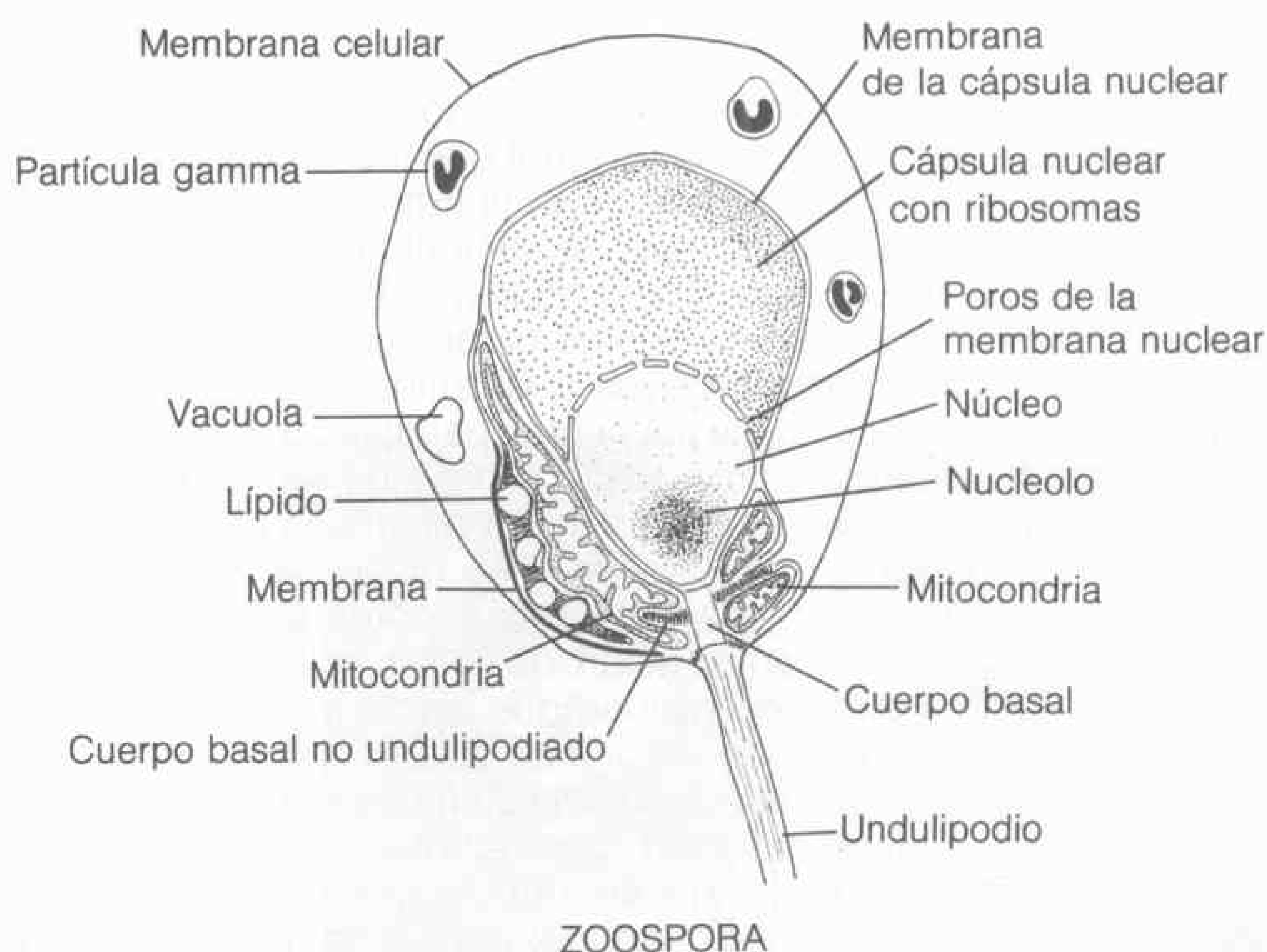



Desarrollo del esporangio incoloro de *Blastocladiella emersonii*. Las horas indican el tiempo transcurrido desde que fue añadida agua a un pequeño esporangio seco inicial. Después de 18 horas, se produce una protuberancia y aparecen rizoides. Después de 36 horas, el protoplasma ha migrado hacia la célula anterior, que se transforma en esporangio. Después de 83 horas, el esporangio se ha endurecido y se empiezan a diferenciar las zoosporas a partir de los núcleos cenocíticos de su interior. MO, barra de referencia = 1 mm (Fotografías por cortesía de E. C. Cantino y J. S. Lovett (1966); dibujos de R. Golder.)





ESPORANGIO INCOLORO



ZOOSPORA

ras resistentes que germinan produciendo nuevos talos; en otras, el zigoto germina directamente y desarrolla un nuevo talo.

Hay cuatro clases de quitridiomicetes: clase Quitridios, clase Blastocladios, clase Monoblefáridos, y clase Harpoquitridios.

Los miembros de la primera clase son unicelulares. No tienen un micelio bien desarrollado. Algunas especies producen un rizomicelio, sistema de hifas ramificadas que, al igual que los rizoides, emergen de la parte posterior del cuerpo de los quitridiomicetes. Otras especies no producen ningún micelio. La reproducción sexual se realiza por fusión de gametos iguales, de aspecto parecido a las zoosporas.

Los organismos de la clase Blastocladios tienen micelios ramificados bien constituidos. Muchos de ellos tienen ciclos vitales complejos con varias vías alternativas de desarrollo. *Blastocladiella emersonii,* por ejemplo, produce zoosporas que tienen tres opciones distintas de desarrollo: una zoospora puede formar un talo normal, incoloro; puede formar un talo rígido y resistente de color oscuro; o puede producir un diminuto talo que libera una única zoospora. La opción escogida depende de la cantidad de alimento, de la humedad y del dióxido de carbono del medio. Estos factores, recíprocamente, se relacionan con el grado de aglomeración de los quitridiomicetes. Los organismos de esta clase también tienen reproducción sexual, por fusión de dos células undulipodiadas llamadas planogametos (en griego *planos* significa errante) que tienen el mismo aspecto que las zoosporas asexuales. Los planogametos se forman dentro de un esporangio de gruesas paredes.

Las zoosporas de *Blastocladiella* presentan una extraña característica, observable al microscopio óptico: todos los ribosomas de la célula se hallan empaquetados en una estructura rodeada por una membrana. Esta estructura, que recibe el nombre de cápsula nuclear, está situada de modo adyacente al núcleo. El significado de esta disposición nuclear es hasta ahora desconocido.

En los organismos de la clase Monoblefáridos, los planogametos masculinos son expulsados por una parte especializada del talo, llamada el gametangio masculino o anteridio. Otras hifas especializadas del talo producen el gametangio femenino u oogonio, rodeado por una pared celular. En su interior, el protoplasma se diferencia en una oosfera uninucleada, nombre sofisticado para lo que en realidad es un óvulo: se trata de un gameto de gran tamaño, no undulipodiado y prácticamente inmóvil, que es fertilizado por un gameto móvil. El zigoto se endurece y forma una estructura tradicionalmente mal llamada zoospora, en la que se efectúa la meiosis. La zoospora germina produciendo las hifas del micelio. Presumiblemente, estas hifas del micelio son haploides. La masa vegetativa continúa su desarrollo hasta que, o bien produce esporangios que liberan zoosporas asexuales, o bien se diferencia en gametangios femeninos y masculinos. En la especie *Monoblepharis polymorpha* el mismo talo que en determinadas condiciones de temperatura produce esporangios asexuales, es capaz de producir gametangios masculinos y femeninos a temperaturas ligeramente superiores.

Del mismo modo que todos los miembros del reino de los hongos, y que algunos hifoquitridiomicetes (Phylum Pr-25), los quitridiomicetes sintetizan el aminoácido lisina según la vía aminoadípica. Otros protoctistas con características fúngicas (como los restantes hifoquitridiomicetes y los oomicetes, Phylum Pr-27) utilizan la vía del ácido diaminopimélico.

# Pr-27 Oomicetes

Del griego *oion,* huevo; *mykes,* hongo.

*Achlya*
*Albugo*
*Aphanomyces*
*Apodachlya*
*Dictyuchus*
*Isoachlya*
*Lagenidium*
*Myzocytium*
*Peronospora*
*Phytophthora*
*Plasmopara*
*Pythium*
*Rhipidium*
*Saprolegnia*

Los oomicetes incluyen organismos como los mohos acuáticos, las royas blancas y los mildius. Al igual que los hifoquitridiomicetes (Phylum Pr-25) y los quitridiomicetes (Phylum Pr-26), los oomicetes son parásitos o saprófitos. Se alimentan extendiendo unas hifas o filamentos de tipo fúngico hacia el interior de sus huéspedes y absorbiendo los nutrientes obtenidos mediante la liberación de unos enzimas digestivos a su entorno. Son todos cenocíticos y carecen, incluso, de los septos parciales que tienen los quitridiomicetes. Normalmente, sólo los órganos reproductores se hallan separados de las otras hifas mediante septos. De todos modos, se pueden formar divisiones en respuesta a lesiones externas. Sus paredes celulares están compuestas por celulosa. Los modelos de ramificación de los micelios de los oomicetes muestran menos regularidad que los de los quitridiomicetes. Muchos de ellos viven en aguas dulces o en suelos húmedos, y hay algunos que son parásitos de plantas superiores y dependen de las corrientes de aire para su dispersión.

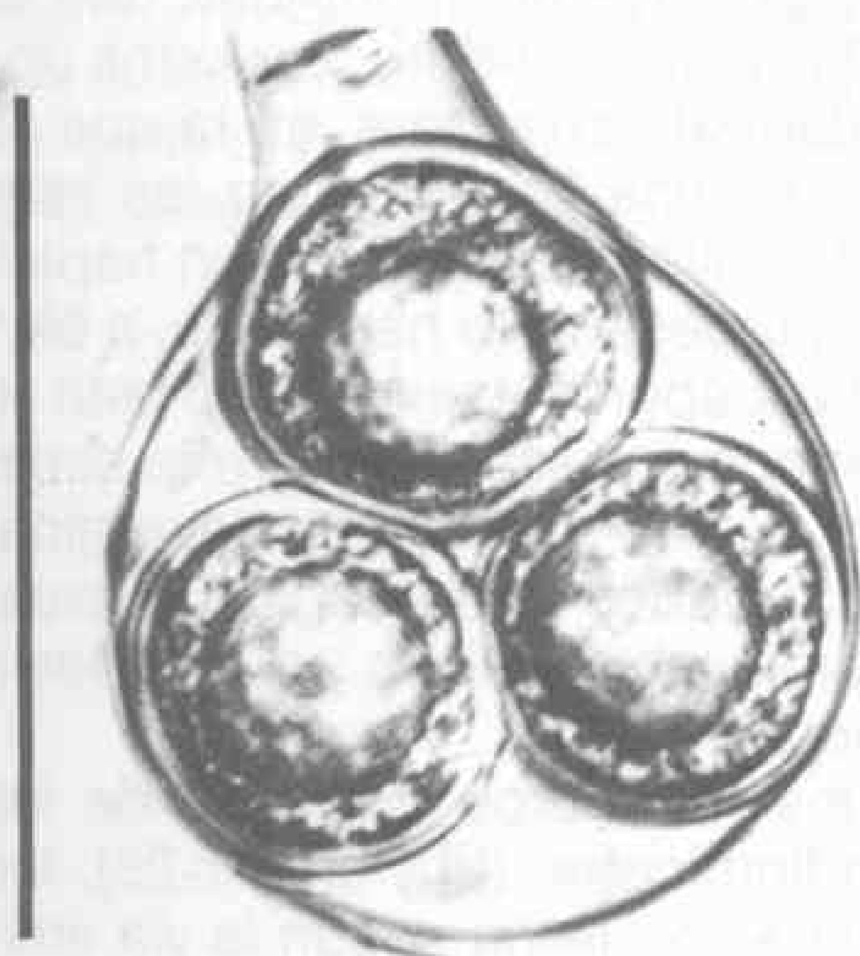
Los oomicetes se distinguen de los demás protoctistas con características fúngicas por sus zoosporas y por la naturaleza de su ciclo vital. Las zoosporas tienen dos undulipodios de longitud desigual. Uno de ellos se dirige hacia adelante cuando la zoospora se desplaza nadando y es mastigonemado («plumuloso»), mientras que el otro es liso y se arrastra por detrás. Las zoosporas son producidas y expulsadas por un esporangio, órgano asexual reproductivo que se forma al final de una hifa vegetativa. Las zoosporas germinan, inmediatamente o tras una serie de transformaciones, para dar comienzo a un nuevo talo.

Aunque la reproducción sexual está bien desarrollada en este *phylum,* nunca intervienen gametos undulipodiados. En su lugar, en los extremos de las hifas vegetativas se producen unas estructuras especializadas masculinas y femeninas, los anteridios y los oogonios. Cuando un anteridio entra en contacto con un oogonio, se forman unos tubos de fertilización que penetran en el tejido del oogonio. Los núcleos masculinos migran a través de estos tubos.

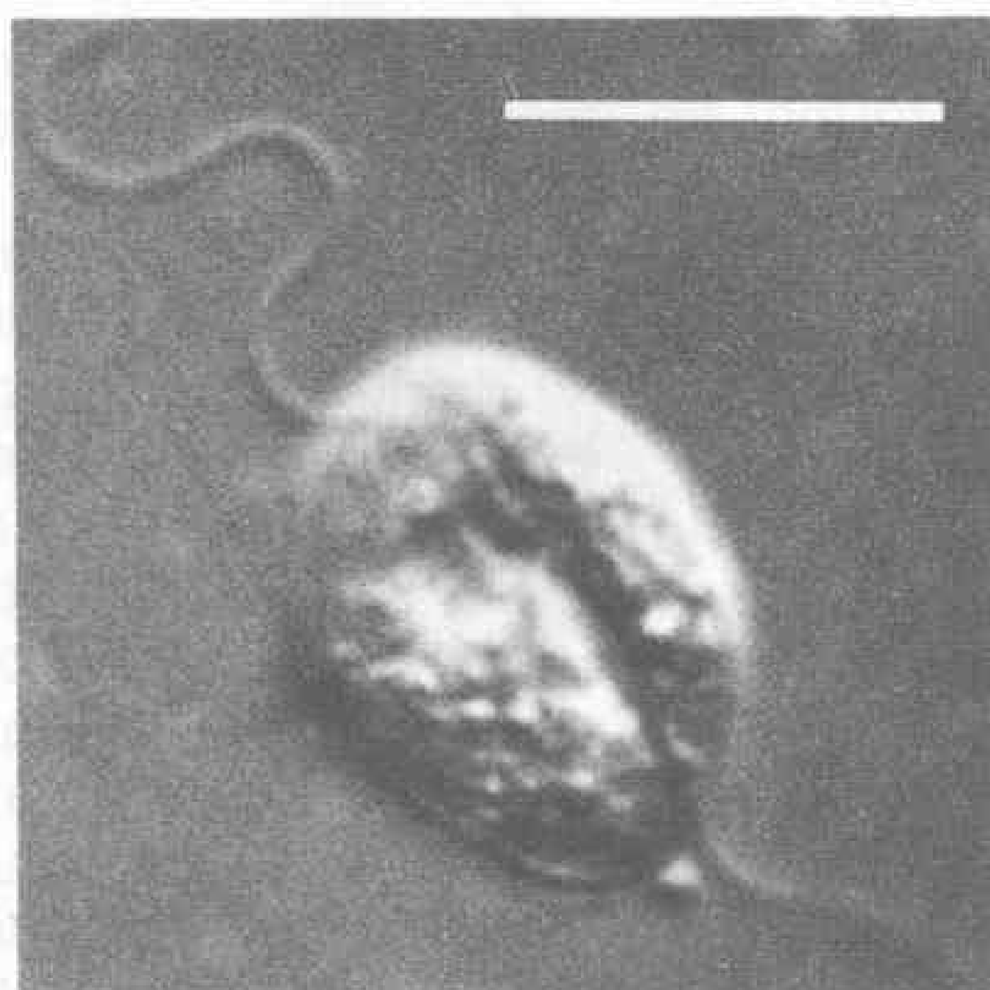
La fertilización tiene lugar dentro del oogonio, que normalmente contiene unas pocas esferas de gran tamaño llamadas oosferas. A pesar de esta terminología, en realidad las oosferas son óvulos. Muchas oosferas son uninucleadas, pero también las hay multinucleadas, y en este caso reciben el nombre de oosferas compuestas. Después de la fertilización, las oosferas se transforman en zigotos; desarrollan unas gruesas paredes quitinosas y pasan a ser resistentes a la desecación y a la falta de alimentos. Estos zigotos reciben el nombre de oosporas o, en algunos, casos, de zigosporas, por analogía con estructuras en los zigomicetes (Phylum H-1). Las paredes de las oosporas son normalmente de color oscuro y tienen unas pautas esculpidas características para cada especie.

En algunos oomicetes, como *Saprolegnia,* una oospora puede germinar para formar directamente un nuevo talo. Alternativamente, también puede, por meiosis, formar zoosporas haploides dentro de la oospora. Éstas, después de desprenderse de la oospora, pueden crecer y desarrollar nuevos talos. Ello implicaría que la fase haploide es la dominante en el ciclo vital.

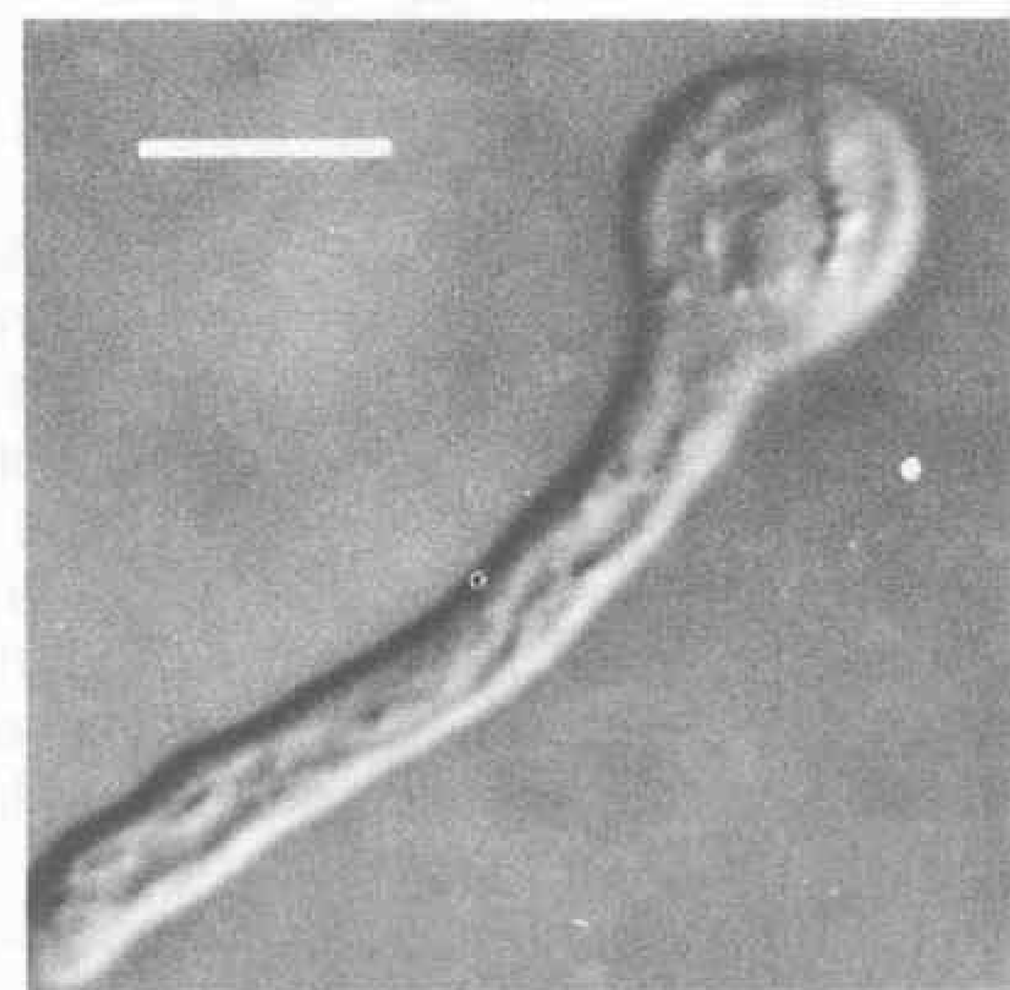
*Saprolegnia ferax,* un oomicete de los estanques de agua dulce.



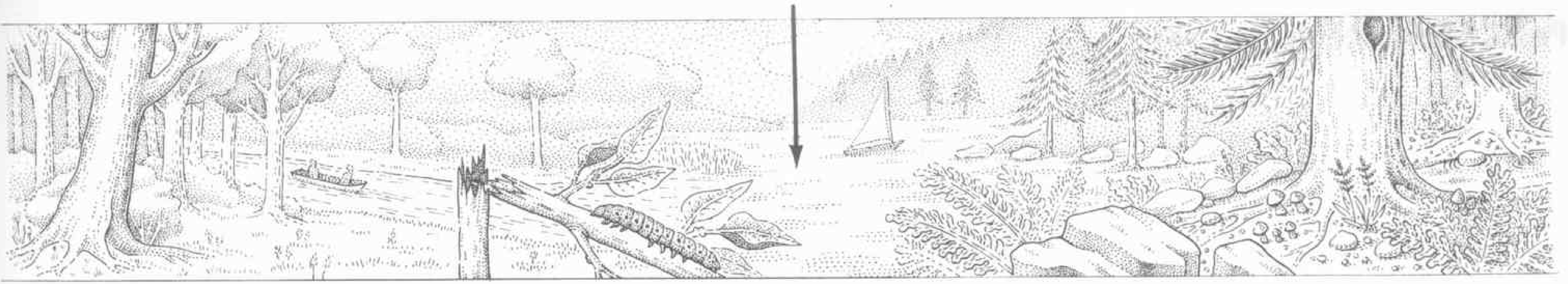
**A** Oogonio. MO, barra de referencia = 50 µm.



**B** Zoospora. MO, barra de referencia = 10 µm.



**C** Quiste secundario en germinación. MO, barra de referencia = 10 µm.

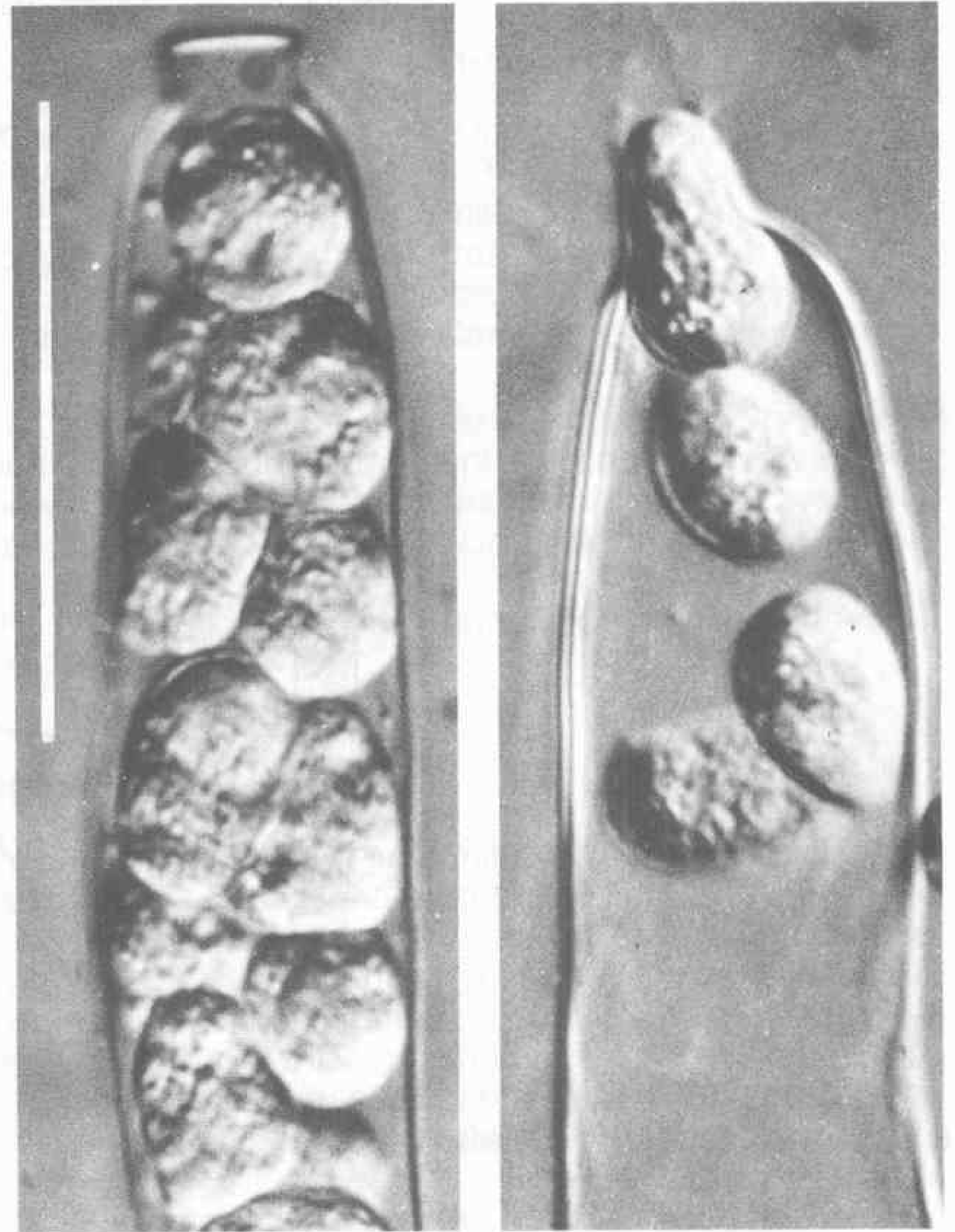


Hay centenares de especies de oomicetes. Los más sencillos producen un talo unicelular muy simple, con sus estructuras reproductoras. Otras especies producen talos muy ramificados y de rápido crecimiento. Los más complejos viven en huéspedes específicos y dependen del viento para la diseminación de sus oosporas o de los esporangios cargados de zoosporas. Los oomicetes que son dispersados por el viento también producen zoosporas en algún estadio de su ciclo vital, lo que indicaría cierto grado de afinidad con oomicetes más sencillos y de vida libre. Algunas especies tienen dos tipos de zoosporas, por ejemplo *Saprolegnia ferax* que tiene unas zoosporas primarias ovoides, con dos undulipodios en su extremo anterior, y zoosporas secundarias de forma piriforme, con dos undulipodios laterales dirigidos en sentidos opuestos. Los dos tipos de zoosporas se producen sucesivamente, no de modo simultáneo. Algunos oomicetes son eucárpicos (sólo parte de su talo se diferencia en estructuras reproductivas) mientras que otros son holocárpicos (todo el talo se transforma en un esporangio reproductivo). En algunos casos, las zoosporas se forman en el interior del esporangio, mientras que en otros, en una vesícula evanescente producida por el esporangio.

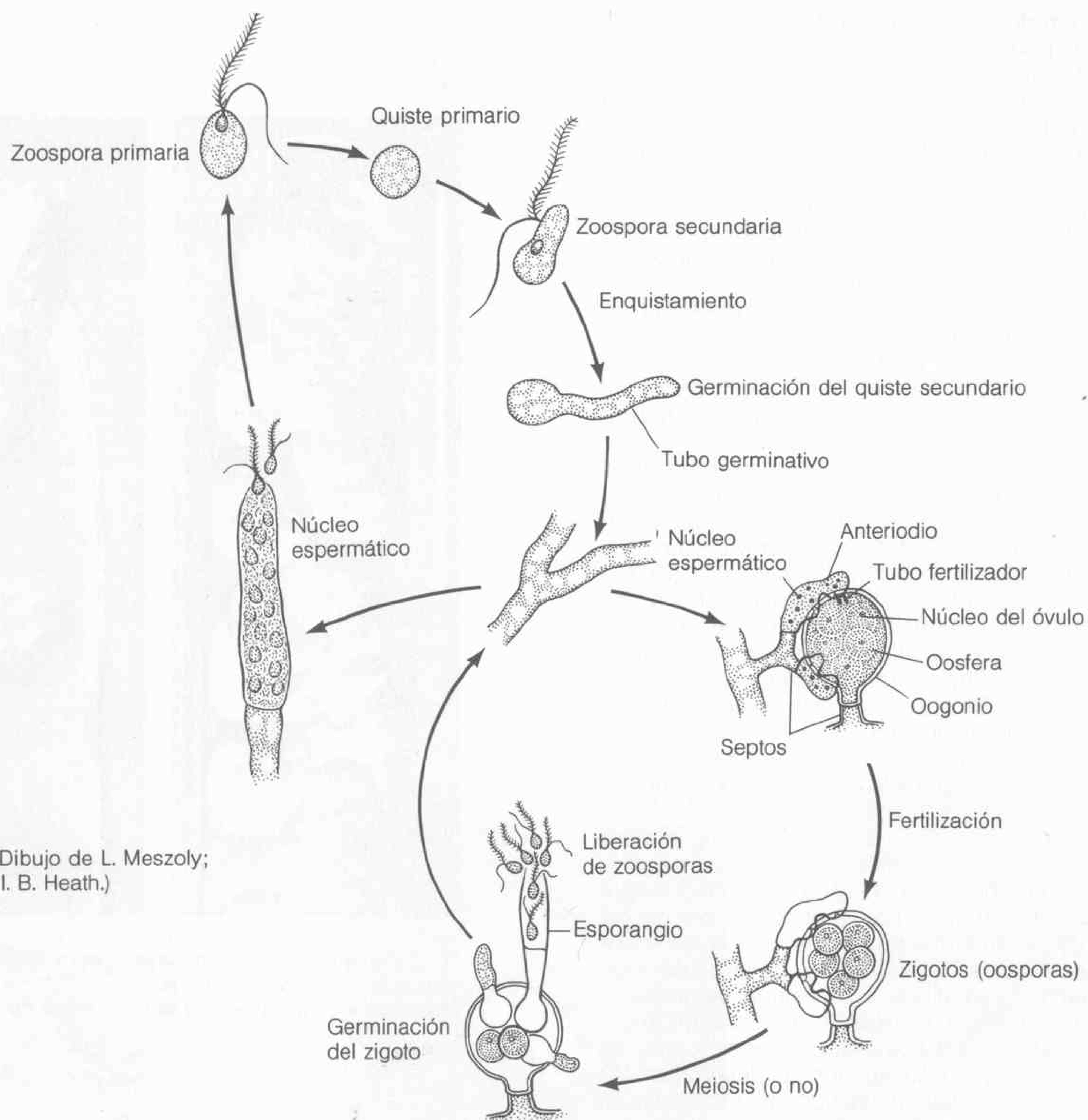
Se han descrito cuatro clases de oomicetes (que en otros sistemas clasificatorios se consideran como órdenes). Damos a continuación las clases, con algunos de sus géneros más representativos: clase Saprolégnidos *(Saprolegnia, Achlya, Isoachlya, Dictyuchus)*, clase Leptómidos *(Apodachyla, Rhipidium)*, clase Lagénidos *(Lagenidium, Myzocytium)*, y clase Peronospóridos *(Pythium, Albugo, Peronospora)*. Algunos miembros de la última clase han sido de importancia capital en la historia del hombre. La especie más conocida es *Phytophtora infestans*, que causa la podredumbre de las patatas. En el siglo XIX, este oomicete destruyó totalmente la cosecha de patatas en Irlanda y Alemania, y es responsable, por ello, de las emigraciones en masa de los pobladores de estas tierras. *Plasmopara viticola*, otra especie nociva de esta clase, causa el mildiu de la vid.

Las especies del género *Saprolegnia* se hallan ampliamente distribuidas en los ambientes dulceacuícolas. Entre la variedad de especies del género se halla *S. parasitica*, un oomicete que ataca a los peces y a sus huevos. Frecuentemente puede ser observado en los acuarios en forma de una pelusa blanca sobre las aletas de los peces. Otras especies del género han sido cultivadas en el laboratorio y se utilizan en el estudio de procesos de desarrollo y de la mitosis. Las hifas de los miembros del género son altamente ramificadas. Los esporangios se forman en los extremos de las hifas, y en su interior se desarrollan las zoosporas. Algunas especies tienen un tipo de reproducción asexual adicional: producen gemas o clamidiosporas. Estos pedazos de protoplasma se separan del micelio (la masa de hifas) y crecen por medio de la formación de tubos germinativos que se convierten en hifas portadoras de los esporangios típicos.





**D** Zoosporas en un zoosporangio (izq.) y su liberación (der.). MO, barra de referencia = 50 µm. (Fotografías por cortesía de I. B. Heath.)




**E** Ciclo vital. (Dibujo de L. Meszoly; información de I. B. Heath.)

# Bibliografía


## General

Copeland, H. F. *The classification of lower organisms,* Palo Alto (California), Pacific Books, 1956.

Fritsch, F. E., *Structure and reproduction of the algae,* 2.ª ed., Cambridge y Nueva York, Cambridge University Press, 1961.

Grell, K. G., *Protozoology,* Nueva York, Heildelberg y Berlin, Springer, 1973.

Hogg, J., «On the distinctions of a plant and an animal, and on a fourth kingdom of nature», en *The Edinburgh New Philosophical Journal,* 12 (1861) (nueva serie), 216-225.

Leedale, G. F., «How many are the kingdom of organisms?», en *Taxon,* 23 (1974), 261-270.

## Pr-1 Carioblastos

Daniels, E. W. y E. P. Breyer, «Ultrastructure of the giant amoeba *Pelomyxa palustris*», en *Journal of Protozoology,* 14 (1967), 167-179.

Grell, K. G., *Protozoology,* 2.ª ed., Nueva York, Heildelberg y Berlín, Springer, 1973.

Leon, K. W., *The biology of amoeba,* Nueva York y Londres, Academic Press, 1973.

Whatley, J. M., «Bacteria and nuclei in pelomyxa palustris: Comments on the theory of serial endosymbiosis», en *New Phytologist,* 76 (1976, 111-118.

## Pr-2 Dinoflagelados

Fritsch, F. E., *Structure and reproduction of the algae,* vol. 1, Cambridge y Nueva York, Cambridge University Press, 1961.

Hutner, S. H. y J. J. A. Mc Laughlin,«Poisonous tides», en *Scientific American,* 199 (agosto de 1958), 92-98.

Medcof, J. C., A. H. Leim, A. B. Needler, A. W. H. Needler, J. Gibbard y J. Naubert, «Paralytic shellfish poisoning on the Canadian Atlantic coast», en *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada,* 75 (1947), 1-32.

Scagel, R. F., R. J. Bandoni, G. E. Rouse, W. B. Schofield, J. R. Stein y T. M. C. Taylor, *An evolutionary survey of the plant kingdom,* Belmont (California), Wadsworth, 1966.

Taylor, F. J. R., «On dinoflagellate evolution», en *BioSystems,* 13 (1980), 65-108.

## Pr-3 Rizópodos

Grell, K. G., *Protozoology,* 2.ª ed., Nueva York, Heildelberg y Berlín, Springer, 1973.

Hall, R. P., *Protozoology,* Nueva York, Prentice-Hall, 1953.

Jeon, K. W. (ed.), *The biology of amoeba,* Nueva York y Londres, Academic Press, 1973.

Page, F. C., «A revised classification of the gymnamoebia (Protozoa: Sarcodina)», en *Zoological Journal of the Linnaean Society,* 58 (1976), 61-77.

## Pr-4 Crisófitos

Bouck, G. B., «The structure, origin, isolation, and composition of the tubular mastigonemes of the *Ochromonas* flagellum», en *Journal of Biology,* 50 (1971), 362-384.

Fritsch, F. E., «Chrysophyta», en Smith, G. M. (ed.), *Manual of phycology,* Nueva York, Ronald Press, 1951.

Fritsch. F. E., *Structure and reproduction of the algae,* vol. 1, 2.ª ed., Cambridge y Nueva York, Cambridge University Press, 1961.

Hibberd, D. J., «The structure and taxonomy of the Chrysophyceae and Prymnesiophyceae (Haptophyceae): A survey with some new observations on the ultrastructure of the Chrysophyceae», en *Botanical Journal of the Linnaean Society,* 72 (1976), 55-80.

Kudo, R. R., *Protozoology,* 5.ª ed., Springfield (Illinois), Charles C. Thomas, 1977.

## Pr-5 Haptófitos

Fritsch, F. E., «Chrysophyta», en Smith, G. M. (ed.), *Manual of phycology,* Nueva York, Ronald Press, 1951.

Hibberd, D. J., «The structure and taxonomy of the Chrysophyceae and Prymnesiophyceae (Haptophyceae): A survey with some new observations on the ultrastructure of the Chrysophyceae», en *Botanical Journal of the Linnaean Society,* 72 (1976), 55-80.

Manton, I, y G. F. Leedale, «Observations on the fine structure of *Prymnesium parvum* Carter», en *Archiv für Microbiologie,* 45 (1963), 285-303.

Prescott, G. W., *The Algae: A Review,* Boston, Hougthon Mifflin, 1968.

## Pr-6 Euglenófitos

Bold, H. C., *Morphology of plants,* 3.ª ed., Nueva York, Evanston, San Francisco y Londres, Harper & Row, 1973.

Fritschh, F. E., *Structure and reproduction of the algae,* vol. 1, 2.ª ed., Cambridge y Nueva York, Cambridge University Press, 1961.

Leedale, G. F., «*Euglena:* A new look with the electron microscope», en *Advancement of Science,* 23 (107) (1966), 22-37.

Leedale, G. F., *Euglenoid flagellates,* Englewood Cliffs (New Jersey), Prentice-Hall, 1967.
Leedale, G. F., B. J. D. Meeuse y E. G. Pringsheim, «Structure and physiology of *Euglena spirogyra*», en *Archiv für Mikrobiologie,* 50 (1965), 133-155.

## Pr-7 Criptófitos

Fritsch, F. E., *Structure and reproduction of the algae,* vol. 1, 2.ª ed., Cambridge y Nueva York, Cambridge University Press, 1961.
Graham, H. W., «Cryptophyceae», en Smith, G. M., (ed.), *Manual of phycology,* Nueva York, Ronald Press, 1951.
Grell, K. G., *Protozoology,* 2.ª ed., Nueva York, Heildelberg y Berlín, Springer, 1973.
Meglitsch, P. A., *Invertebrate zoology,* 2.ª ed., Nueva York, Londres y Toronto, Oxford University Press, 1972.
Pringsheim, E. G., «Some aspects of taxonomy in the Cryptophyceae», en *New Phytologist,* 43 (1944), 143-150.

## Pr-8 Zoomastiginos

Corliss, J. O., «The opalinid infusorians: Flagellates or ciliates?», en *Journal of Protozoology,* 2 (1955), 107-114.
Grell, K. G., *Protozoology,* 2.ª ed., Nueva York, Heildelberg y Berlín, Springer, 1973.
Hall, R. P., *Protozoology,* Nueva York, Prentice-Hall, 1953.
Hickman, C. P., *Biology of the invertebrates,* 2.ª ed., San Luis (Missouri), C. V. Mosby, 1973.
Hollande, A. y J. Valentin, «Apareil de Golgi, pinocytose, lysomes, mitochondries, bacteries symbiontiques, attractophores et pleuromitose chez les hypermastigines du genre *Joenia.* Affinités entre Joenildes et Trichomonadines, en *Protistologica,* 5 (1969), 39-86.

## Pr-9 Xantófitos

Bold, H. C., *Morphology of plants,* 3.ª ed., Nueva York, Evanston, San Francisco y Londres, Harper & Row, 1973.
Fritsch, F. E., *Structure and funtion of the algae,* vol. 1, 2.ª ed., Cambridge y Nueva York, Cambridge University Press, 1961.
Fritsch, F. E., «Chyriphyta», en Smith, G. M., (ed.), *Manual of phycology,* Nueva York, Ronald Press, 1951,
Hibberd, D. J. y G. F. Leedale, «Cytology and ultrastructure of the Xanthophyceae. II. The zoospore and vegetative cell of cocooid forms, with special reference to *Ophiocytum majus* Naegeli», en *British Phycological Journal,* 6 (1971), 1-23.

## Pr-10 Eustigmatófitos

Bold, H. C., *Morphology of plants,* Nueva York, Evanston, San Francisco y Londres, Harper & Row, 1973.
Hibberd, D. J. y G. F. Leedale, «Eustigmatiphyceae-A new algal class with unique organisation of the motile cell», en *Nature,* 225 (1970).
Hibberd, D. J., y G. F. Leedale, «Observations on the cytology and ultrastructure of the new algal class Eustigmatiphyceae», en *Annals of Botany,* 36 (1972), 49-71.

## Pr-11 Bacilariófitos

Fritsch, F. E., *Structure and reproduction of the algae,* vol. 1, 2.ª ed., Cambridge y Nueva York, Cambridge University Press, 1961.
Lewin, J. C. y R. R. L. Guillard, «Diatoms», en *Annual Review of Microbiology,* 17 (1963), 373-414.
Patrick, R., "A discussion of natural and abnormal diatom communities", en Jackson, D. F. (ed.), *Algae and man,* Nueva York, Plenum, 1964.
Patrick, R. y C. W. Reimer, *The diatoms of the United States,* Filadelfia, Academy of Natural Sciences, 1966.
Werner, D., *The biology of diatoms,* Berkeley, University of California Press, 1977.

## Pr-12 Feófitos

Alexopoulos, C. J. y H. C. Bold, *Algae and fungi,* Nueva York, Macmillan, 1967.
Dawson, E. Y., *Marine botany: An introduction,* Nueva York, Chicago, San Francisco, Toronto y Londres, Hold, Rinehart and Winston, 1966.
Manton, I. y B. Clarke, «An electron microscope study of the spermatozoid of *Fucus serratus*», en *Annals of Botany,* 15 (1951), 461-471.
Papenfuss, G. F., «Phaeophyta», en Smith, G. M., (ed.), *Manual of Phycology,* Nueva Yok, Ronald Press, 1951.

## Pr-13 Rodófitos

Dixon, P. S., «The Rhodophyta: Some aspects of their biology», en *Oceanography and Marine Biology Annual Review,* 1 (1963), 177-196.
Drew, K. M., «Rhodophyta», en Smith, G. M. (ed.), *Manual of phycology,* Nueva York, Ronald Press, 1951.

Fritsch, F. E., *The structure and reproduction of the algae,* vol. 2, 2.ª ed., Cambridge y Nueva York, Cambridge University Press, 1961.
Prescott, G. W., *The algae: A review,* Boston, Houghton Mifflin, 1968.
Scagel, R. F., R. J. Bandoni, G. E. Rouse, W. B., Schofield, J. R. Stein y T. M. C. Taylor, *An evolucionary survey of the plant kingdom,* Belmont (California), Wadsworth, 1966.

## Pr-14 Gamófitos

Bold, H. C., *Morphology of plants,* 3.ª ed., Nueva York, Evanston, San Francisco y Londres, Harper & Row, 1973.
Fritsch, F. E., *Structure and reproduction of the algae,* vol. 1, 2.ª ed., Cambridge y Nueva York, Cambridge University Press, 1961.
Pickett-Heaps, J. D., *Green algae,* Sunderland (Massachusetts), Sinauer, 1975.
Rnadhawa, M. S., *Zynemaceae,* Nueva Delhi, Indian Council of Agricultural Research, 1959.

## Pr-15 Clorófitos

Johnson, U. G. y K. R. Porter, «Fine structure of cell division in *Chlamydomonas reinhardi:* Basal bodies and microtubules», en *Journal of Cell Biology,* 38, (1968), 403-425.
Pickett-Heaps, J. D., *Green algae,* Sunderland (Massachusetts), Sinauer, 1975.
Puiseux-Dao, S., Acetabularia *and cell biology,* Nueva York, Heildelberg y Berlín, Springer, 1970.
Raven, P. H., R. F. Evert y H. Curtis, *Biology of plants,* 2.ª ed., Nueva York, Worth, 1976.
Robbins, W. W., T. E. Weiler y C. R. Stocking, *Botany: An introduction to plant science,* 3.ª ed., Nueva York, Londres y Sydney, John Wiley and Sons, 1964.

## Pr-16 Actinópodos

Grell, K. G., *Protozoology,* 2.ª ed., Nueva York, Heildelberg y Berlín, Springer, 1973.
Hall, R. P., *Protozoology,* Nueva York, Prentice-Hall, 1953.
Hollande, A., J. Cachon y M. Cachon-Enjumet, "L'infrastructure des axopodes chez les Radiolaries Sphaerellaires periaxoplastidies», en *Comptes Fendu Hebdomedaire Seances Academie des Science* (Serie D), 261 (1965), 1388-1391.
Hollande, A. y M. Enjumet, «Cytologie, évolution et systématique des Sphaeroidés (radiolaires)», en *Archives de Musée National de Histoire Naturelle,* París (7.ª serie), 7 (1960), 1-134.
Meglitsch, P. A., *Zoología de los invertebrados,* Barcelona, Blume, 1983.

## Pr-17 Foraminíferos

Cushman, J. A., Foraminifera: *Their classification and economic use,* 4.ª ed., Cambridge (Massachusetts), Harvard University Press, 1948.
Grell, K. G., *Protozoology,* 2.ª ed., Nueva York, Heildelberg y Berlín, Springer, 1973.
Hedley, R. H., «The biology of foraminifera», en *International Review of General and Experimental Zoology,* 1 (1964), 1-45.
Hedley, R. H. y C. G. Adams (eds.), *Foraminifera,* Nueva York, Academic Press, 1974-1978.
McEnery, M. E. y J. L. Lee, «*Allogromia laticollaris:* A foraminiferan with an unusual apcgamic metagenic life cycle», en *Journal of Protozoology,* 23 (1) (1976), 94-108.

## Pr-18 Ciliòforos

Corliss, J. O., *The ciliates protozoa: Characterization, classification, and guide to the literarature,* 2.ª ed., Londres y Nueva York, Pergamon Press, 1979.
Grell, K. G., *Protozoology,* 2.ª ed., Nueva York, Heildelberg y Berlín, 1973.
Olive, L. S., «Sorocarp development by a newly discovered ciliate", en *Science,* 202 (1978), 530-532.
Olive, L. S. y R. L. Blanton, «Aerial sorocarp development by the aggregative ciliate *Sorogena stoianovitchae*», en *Journal of protozoology,* 27 (1980), 293-299.

## Pr-19 Apicomplejos

Hammond, D. M. y P. L. Long, *The coccidia:* Eimeria, Isospora, Toxoplasma, *and related genera,* Baltimore (Maryland), University Park Press, 1973.
Joseph, T., «*Eimeria indianensis* sp. n. and *Isospora* sp. from the opossum *Didelphis virginiana* (Kerr)», en *Journal of Protozoology,* 21 (1) (1974), 12-15.
Kreier, J. P. (ed.), *Parasitic protozoa,* vol. 3, *Gregarines, coccidians and plasmodia,* Nueva York, Academic Press, 1077.
Noble, E. R. y G. A. Noble, *Parasitology,* 4.ª ed., Filadedelfia, Lea and Febiger, 1976.

## Pr-20 Cnidiosporidios

Kreier, J. P. (ed.), *Parasitic protozoa,* vol. 4, Babesia, Theileria, *Myxosporida, Microsporida, Bartonellaceae, Anaplasmataceae, Ehrlichia, and* Pneumocystis, Nueva York, San Francisco y Londres, Academic Press, 1977.

Kudo, R. R., «A biologic and taxonomic study of the Microsporidia», en *Illinois Biological Monographs,* 9 (1924), 77-334.
Kudo, R. R. y E. W. Daniels, «An electron microscope study of the spore of a microsporidian, *Thelophania californica*», en *Journal of Protozoology,* 10 (1963), 112-120.
Noble, E. R. y G. A. Noble, *Parasitology,* 4.ª ed., Filadelfia, Lea and Febiger, 1976.
Sprague, V. y S. H. Vernick, «Light and electron microscope study of a new species of *Guglea* (Microsporidia, Nosematidae) in the 4-spined stickleback *Apeltes quadracus*», en *Journal of protozoology,* 15 (1968), 547-571.

## Pr-21 Laberintulomicetes

Alexopoulos, C. J., *Introductory mycology,* 2.ª ed., Nueva York, Londres y Sydney, John Wiley and Sons, 1962.
Bonner, J. T., *The cellular slime molds,* Princeton (New Jersey), Princeton University Press, 1967.
Hollande, A. y M. Enjumet, «Sur l'evolution et la systématique des Labyrinthulidae. Étude de *Labyrinthula algariensis* nov. sp.», en *Annales de Sciences naturelles, Zoologie et Biologie Animale* (11.ª serie), 17 (1955), 357-368.
Pokorny, K. S., «*Labyrinthula*», en *Journal of Protozoology,* 14 (4) (1967), 697-708.
Young, E. L., «Studies on *Labyrinthula.* The etiologic agent of the wasting disease of eel grass», en *American Journal of Botany,* 30 (1943), 586-593.

## Pr-22 Acrasiomicetes

Bonner, J. T. *The cellular slime molds,* 2.ª ed., Princeton (New Jersey), Princeton University Press, 1967.
Erdos, G. W., K. B. Raper y L. K. Vogen, «Mating types and macrocyst formation in *Dictyostelium discoideum*", en *Proceedings of the National Academy of Sciences* (USA), 70 (1973), 1828-1830.
Olive, L. S., *The mycetozoans,* Nueva York, San Francisco y Londres, Academic Press, 1975.
Wolf, F. A. y F. T. Wolf, *The fungi,* vol. 1, Nueva York, John Wiley and Sons, 1947. (Reeditado por Hafner, Nueva York, 1969.)

## Pr-23 Mixomicetes

Alexopoulos, C. J., «Morphology and laboratory cultivation of *Echinostelium minutum*", en *American Journal of Botany,* 47 (1960), 37-43.
Hagelstein, R., *The mycetozoa of North America,* Mineola (Nueva York), Hagelstein, 1944.
Olive, L. S., *The mycetozoans,* Nueva York, San Francisco y Londres, Academic Press, 1975.
Poindexter, J. S., *Microbiology: An introduction to protists,* Nueva York, Macmillan, 1971.

## Pr-24 Plasmodioforomicetes

Aist, J. R. y P. H. Williams, «The cytology and kinetics of cabbage root hair penetration by *Plasmodiophora brassicae*», en *Canadian Journal of Botany,* 49 (1971), 2023-2034.
Cook, W. R. I., «A monograph of the Plasmodiophorales», en *Archiv für Protistenkunde,* 80 (1933), 179-254.
Karling, J. S., *The Plasmodiophorales,* 2.ª ed. rev., Nueva York, Hafner, 1968.
Lechevalier, H. A. y D. Pramer, *The microbes,* Filadelfia y Toronto, J.B. Lippincott, 1971.
Olive, L. S., *The mycetozoans,* Nueva York, San Francisco y Londres, Academic Press, 1975.
Sparrow, F. K. Jr., *Aquatic phycomycetes,* 2.ª ed., Ann Arbor, University of Michigan Press, 1960.

## Pr-25 Hifoquitridiomicetes

Alexopoulos, C. J., *Introductory mycology,* 2.ª ed., Nueva York, Londres y Sydney, John Wiley and Sons, 1962.
Barr, D. J. S., «*Hypochytrium catenoides:* A morphological and physiological study of North American isolates», en *Mycologia,* 62 (1970), 492-503.
Karling, J. S., «A new fungus with anteriorly uniciliate zoospores: *Hyphochytrium catenoides*», en *American Journal of Botany,* 26 (1939), 512-519.
Moore-Landecker, E., *Fundamentals of the fungi,* Englewood Cliffs (New Jersey), Prentice Hall, 1972.
Sparrow, F. K., Jr., *Aquatic phycomycetes,* 2.ª ed., Ann Arbor, University of Michigan Press, 1960.

## Pr-26 Quitridiomicetes

Cantino, E. C., «Morphogenesis in aquatic fungi», en Ainsworth, G. C. y A. S. Sussman (eds.), *The fungi: An advanced tratise,* vol. 2, Nueva York y Londres. Academic Press, 1966.
Lovett, J. S., «Growth and differentiation of the water mold *Blastocladiella emersonii:* Cytodifferentiation and the role of RNA and protein synthesis", en *Bacteriological Reviews,* 39 (1975), 345-404.

Sparrow, F. K., Jr., *Aquatic phycomicetes,* 2.ª ed., Ann Arbor, University of Michigan Press, 1960.
Webster, J., *Introduction to fungi,* Nueva York y Londres, Cambridge University Press, 1970.

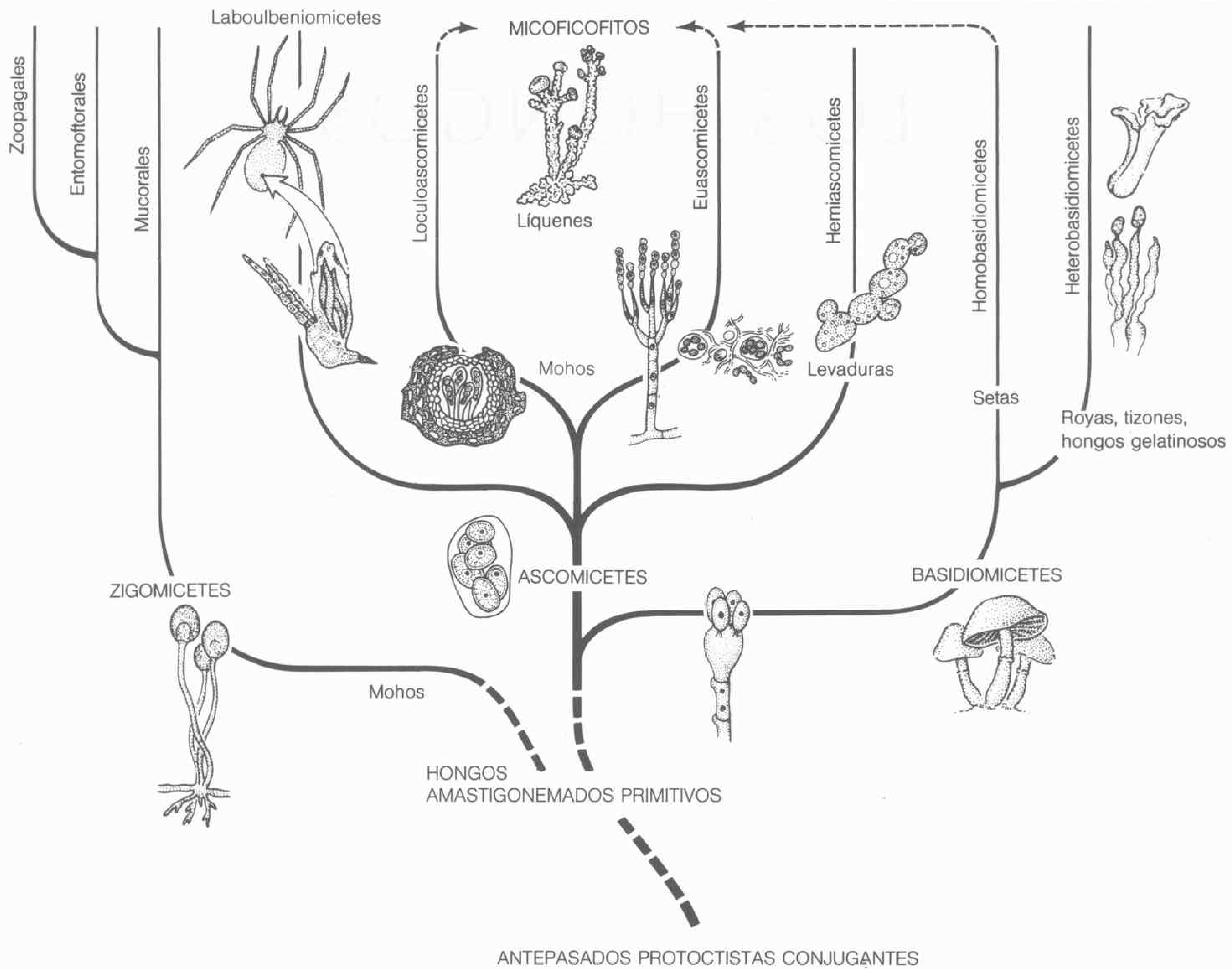
## Pr-27 Oomicetes

Alexopoulos, C. J., *Introductory mycology,* 2.ª ed., Nueva York, Londres y Sydney, John Wiley and Sons, 1962.
Alexopoulos, C. J. y H. C. Bold, *Algae and fungi,* Nueva York, Macmillan, 1967.
Lechevalier, H. A. y D. Pramer, *The microbes,* Filadelfia y Toronto, J. B. Lippincott, 1971.
Webster, J., *Introduction to fungi,* Nueva York y Londres, Cambridge University Press, 1970.

CAPÍTULO

3

# LOS HONGOS


Laboulbeniomicetes
MICOFICOFITOS
Zoopagales
Entomoftorales
Mucorales
Loculoascomicetes
Euascomicetes
Hemiascomicetes
Homobasidiomicetes
Heterobasidiomicetes
Líquenes
Mohos
Levaduras
Setas
Royas, tizones,
hongos gelatinosos
ZIGOMICETES
ASCOMICETES
BASIDIOMICETES
Mohos
HONGOS
AMASTIGONEMADOS PRIMITIVOS
ANTEPASADOS PROTOCTISTAS CONJUGANTES

# LOS HONGOS

Del latín *fungus*, probablemente derivado del griego *sp(h)ongos*, esponja.

EL reino de los Hongos, tal como se define en esta obra, se limita a los eucariotas que forman esporas y carecen de undulipodios en todos los estadios de su ciclo vital.* Se estima que hay unas 10 000 especies de hongos, principalmente terrestres, aunque también se conocen unas pocas especies verdaderamente marinas. Debido a que los hongos difieren a menudo en aspectos muy sutiles, como por ejemplo los pigmentos y compuestos orgánicos que producen, es posible que hayan muchas especies todavía desconocidas.

Las esporas fúngicas, al germinar, producen unos finos tubos, llamados *hifas*, que se hallan divididos en «células» por medio de unas paredes transversales llamadas *septos*. Cada una de estas células puede tener más de un núcleo; pero el número exacto de núcleos depende de la especie. Los septos raras veces separan totalmente a las dos células vecinas, y el citoplasma puede desplazarse más o menos libremente a través de las hifas. De hecho, las hifas de algunos hongos no presentan el menor vestigio de septos.

El *micelio* es una gran masa de hifas y constituye la forma vegetativa de la mayor parte de los hongos. De vez en cuando se forman estructuras reproductivas, también construidas a base de hifas. Estas estructuras se conocen vulgarmente con el nombre de setas. Las estructuras reproductivas mayores y más complejas son las de las setas y hongos yesqueros, algunas de las cuales surgen de micelios muy grandes, con diámetros del orden de metros. Por contra, hay muchas otras que son microscópicas.

Los hongos presentan reproducción sexual por conjugación, proceso en el que dos hifas de signo sexual opuesto se sitúan de costado para luego unirse (véanse las fotografías que ilustran el Phylum H-3, Basidiomicetes). Incluso después de la conjugación, los núcleos de las hifas, que son siempre haploides, no se fusionan inmediatamente. En cambio, cada núcleo procedente de uno de los padres crece y se divide en el interior de las hifas, a menudo durante períodos muy largos. Los núcleos hijos permanecen apareados, cada par formado por un núcleo descendiente de cada uno de los padres. Una hifa que contiene pares de núcleos haploides, tanto si es evidente que proceden de padres distintos como si no, recibe el nombre de *dicariótica*, y un micelio compuesto por hifas de este tipo se denomina *micelio dicariótico*. Si se puede

---

* Los sistemas de clasificación tradicionales incluyen frecuentemente microbios de tipo fúngico (como los quitridiomicetes y oomicetes) en un subreino de los Hongos dentro del reino de las Plantas. Nosotras hemos clasificado estos microbios, que tienen undulipodios, como protoctistas (Phyla Pr-25, 26 y 27).

demostrar que los núcleos de cada par son diferentes, el micelio se denomina *heterocariótico*. Si las hifas contienen sólo núcleos sin aparear, el micelio recibe el nombre de *monocariótico*.

En la mayor parte de los *phyla* fúngicos, el estado dicariótico finaliza con la fusión de los núcleos para formar zigotos diploides. No obstante, el estado diploide es sumamente efímero, puesto que el zigoto sufre inmediatamente una meiosis con lo que se restablece de nuevo el estado haploide. Todas las esporas son el producto de la división celular meiótica, y todos los hongos pueden formar algún tipo de esporas. Los deuteromicetes, que no pasan por estadios sexuales, producen únicamente esporas asexuales. De todos modos, en todos los casos las esporas son haploides y son capaces de germinar produciendo hifas haploides. En la mayor parte de las especies, se fusionan posteriormente hifas de signo sexual opuesto y el ciclo vital sigue con las fases dicarióticas o sexuales. En las especies asexuales, las hifas son permanentemente haploides.

Los hongos no tienen desarrollo embriológico: las esporas dan directamente hifas o, en algunos casos, producen células vegetativas independientes. En muchas especies, las esporas se forman en unas estructuras especiales llamadas esporangios, ascas o basidios. La mayoría de los hongos, incluso los que tienen fases sexuales, pueden producir esporas vegetativamente, sin la intervención de procesos sexuales. En realidad, muchos de ellos se reproducen asexualmente con más frecuencia que sexualmente. En los extremos de las hifas se forman unas esporas vegetativas llamadas conidios. Muchos conidios son dispersados por el viento y pueden sobrevivir bajo condiciones de calor, frío o desecación desfavorables al crecimiento de los hongos. Bajo condiciones favorables, los conidios se desarrollan produciendo hifas y se forman los micelios. Este es el modelo reproductivo general, aunque pueden haber muchas variantes.

Casi todos los hongos son aerobios, y todos ellos son heterótrofos. Los hongos no ingieren su alimento, sino que lo absorben. Excretan unos potentes enzimas que desintegran al alimento en el exterior del hongo. Posteriormente, estas moléculas son transportadas a su interior a través de la membrana fúngica. Las variadas estrategias de supervivencia de los hongos incluyen la producción de compuestos orgánicos complejos como los alcaloides de las amanitas y del cornezuelo del centeno, los cuales pueden provocar alucinaciones, y en los mamíferos, incluso la muerte.

Los hongos son muy resistentes y pueden sobrellevar la desecación y otras inclemencias del entorno. Sus paredes celulares están compuestas por quitina (un polisacárido nitrogenado) y son duras y rígidas, pudiendo resistir la pérdida de agua. Algunas crecen en ácido, mientras que otras sobreviven en ambientes que prácticamente no tienen nitrógeno. Son los eucariotas más adaptables.

Aunque muchos de los hongos causan enfermedades, especialmente en las plantas, la mayoría forman asociaciones beneficiosas con los vegetales. Hongos y plantas pueden estar íntimamente relacionados. Ejemplos de esta relación pueden encontrarse entre las orquídeas, cuyas semillas requieren la presencia de unos hongos especiales para poder germinar, y es de todos conocido que los hongos que habitan en las raíces de los árboles forestales son, al parecer, responsables del transporte de nutrientes del suelo a las plantas. Algunos hongos son productores importantes de antibióticos; por ejemplo *Penicillium chrysogenum* (Phylum H-4, Deuteromicetes), productor de la penicilina. Las levaduras y los mohos se utilizan en la producción de los quesos y de la cerveza.

La historia evolutiva de los hongos no se comprende bien todavía. El tipo de vida fúngico ha evolucionado varias veces y en varios grupos, por ejemplo en los mixomicetes, laberintulomicetes, quitridiomicetes y oomicetes (del Phyla Pr-21 al Pr-27). Es posible que los hongos verdaderos desciendan de protistas conjugantes y, por lo tanto, podrían compartir un antecesor común con los gamófitos (Phylum Pr-14) o con los rodófitos (Phylum Pr-15). Los ascomicetes y los basidiomicetes parecen estar relacionados y descienden probablemente de un antepasado de tipo zigomicete. Los deuteromicetes descienden, sin lugar a dudas, de un predecesor de tipo ascomicete o basidiomicete, por pérdida de las fases sexuales. De cualquier modo, los hongos difieren de las plantas y de los animales por su ciclo vital, modo de nutrición, modelo de desarrollo y en otros muchos aspectos. En este sentido, muchos micólogos creen que ha llegado el momento de reconocer la categoría de reino para los hongos.

Los hongos fósiles más antiguos, datados en el Devónico, se hallan íntimamente relacionados con tejido vegetal fosilizado. Se ha sugerido que la asociación hongo-planta facilitó en gran manera el paso de las plantas al hábitat terrestre: los hongos pudieron haber transportado nutrientes a las plantas e impedido su desecación. En definitiva, la asociación entre los hongos y las plantas ha perdurado durante 300 millones de años como mínimo.

# H-1 Zigomicetes

Del griego *zygon*, par; *mykes*, hongo.

*Blakeslea*
*Chaetocladium*
*Cochlonema*
*Conidiobolus*
*Endocochlus*
*Endogone*
*Kickxella*
*Mortierella*
*Mucor*
*Phycomyces*
*Pilobolus*
*Rhizopus*
*Stylopage*

Los miembros de este *phylum* carecen siempre de paredes transversales o septos, salvo en el caso de las separaciones entre las estructuras reproductivas y el resto del micelio. Hay unas 600 especies de hongos zigomicetes, todas ellas terrestres, y que se distribuyen por todo el mundo. Muchas de ellas son saprófitas, viviendo sobre vegetación en descomposición; otras son parásitas altamente especializadas y viven sobre animales, o incluso sobre otras especies de zigomicetes.

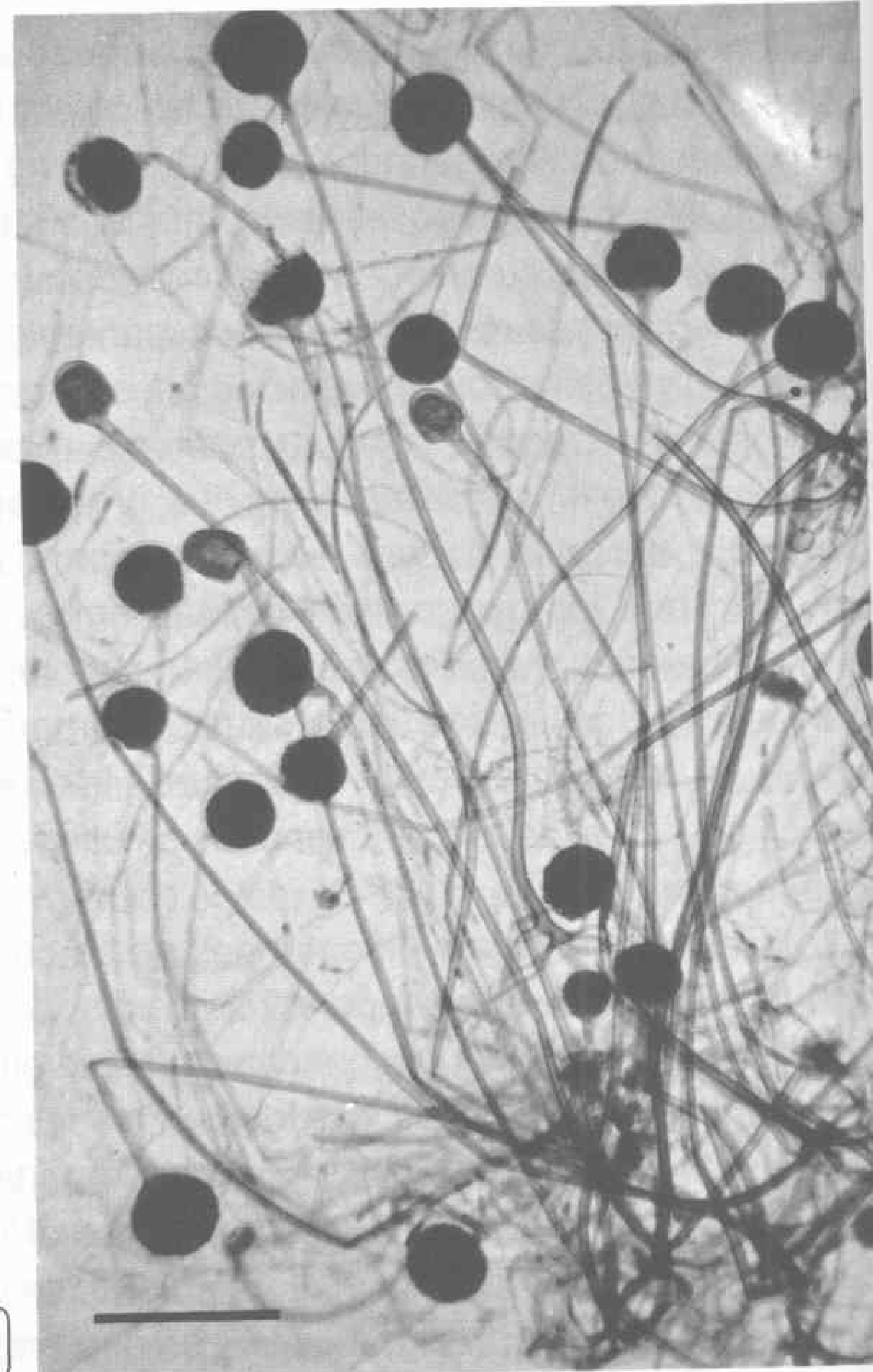
El grupo tiene dos modelos de reproducción característicos. En uno se forman unas esporas resistentes asexuales, llamadas conidios. Estas esporas se desarrollan dentro de unos esporangios que a menudo se hallan sostenidos por unas hifas especiales llamadas esporangióforos. Las hifas producidas por estas esporas son haploides. El otro tipo de reproducción es por conjugación. Unas hifas especiales, aparentemente de signo sexual opuesto llamadas gametangios, empiezan a crecer, dirigiéndose la una hacia la otra hasta que entran en contacto. Los extremos de las hifas se engrosan y los dos citoplasmas se mezclan. Algunos núcleos de cada uno de los padres penetra en la abultada zona de contacto, que pronto se transforma en una zigospora de pared gruesa. En este órgano tiene lugar la cariogamia (fusión nuclear), seguida por la meiosis y, finalmente, por la dispersión de las esporas haploides. Los apareamientos de los zigomicetes, más que simples acoplamientos, parecen orgías debido a la gran cantidad de núcleos que se unen, se fusionan (probablemente de dos en dos) y sufren meiosis.

Hay tres clases de zigomicetes, que en algunos esquemas clasificatorios se consideran como órdenes: clase Mucorales, clase Entomoftorales y clase Zoopagales.

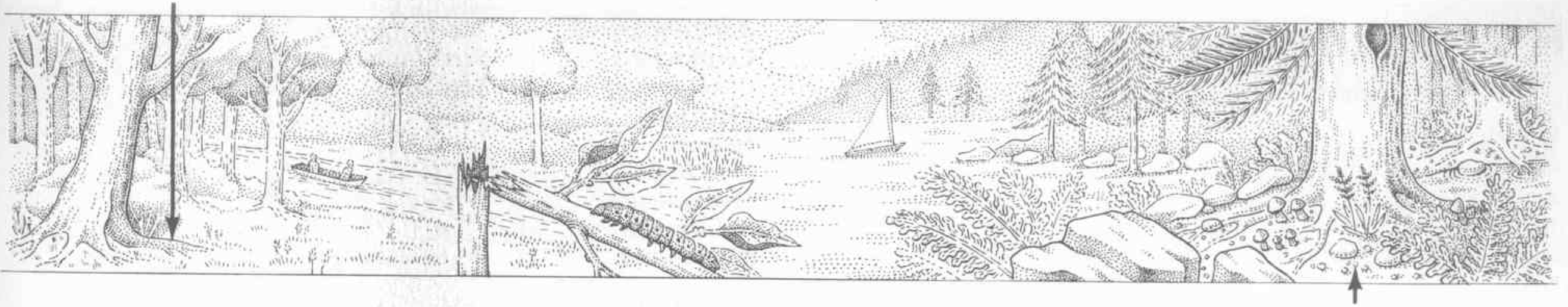
Los miembros de la clase Mucorales son principalmente organismos saprófitos, aunque algunos son parásitos de plantas y animales vertebrados. Tienen esporangios de formación asexual y producidos por conjugación. Muchos de estos esporangios, que pueden contener una o muchas esporas, tienen paredes muy visibles que se rompen cuando se desecan para expulsar su contenido. Los géneros mejor conocidos de esta clase son el moho del pan *Rhizopus stolonifer, Mucor* y *Phycomyces*. La sensibilidad de los organismos del género *Phycomyces* a la luz es realmente asombrosa; sólo unos pocos fotones son necesarios para iniciar el desarrollo de su cuerpo fructífero. El fotorreceptor, que absorbe en la gama del azul, parece ser la riboflavina, una conocida vitamina B.

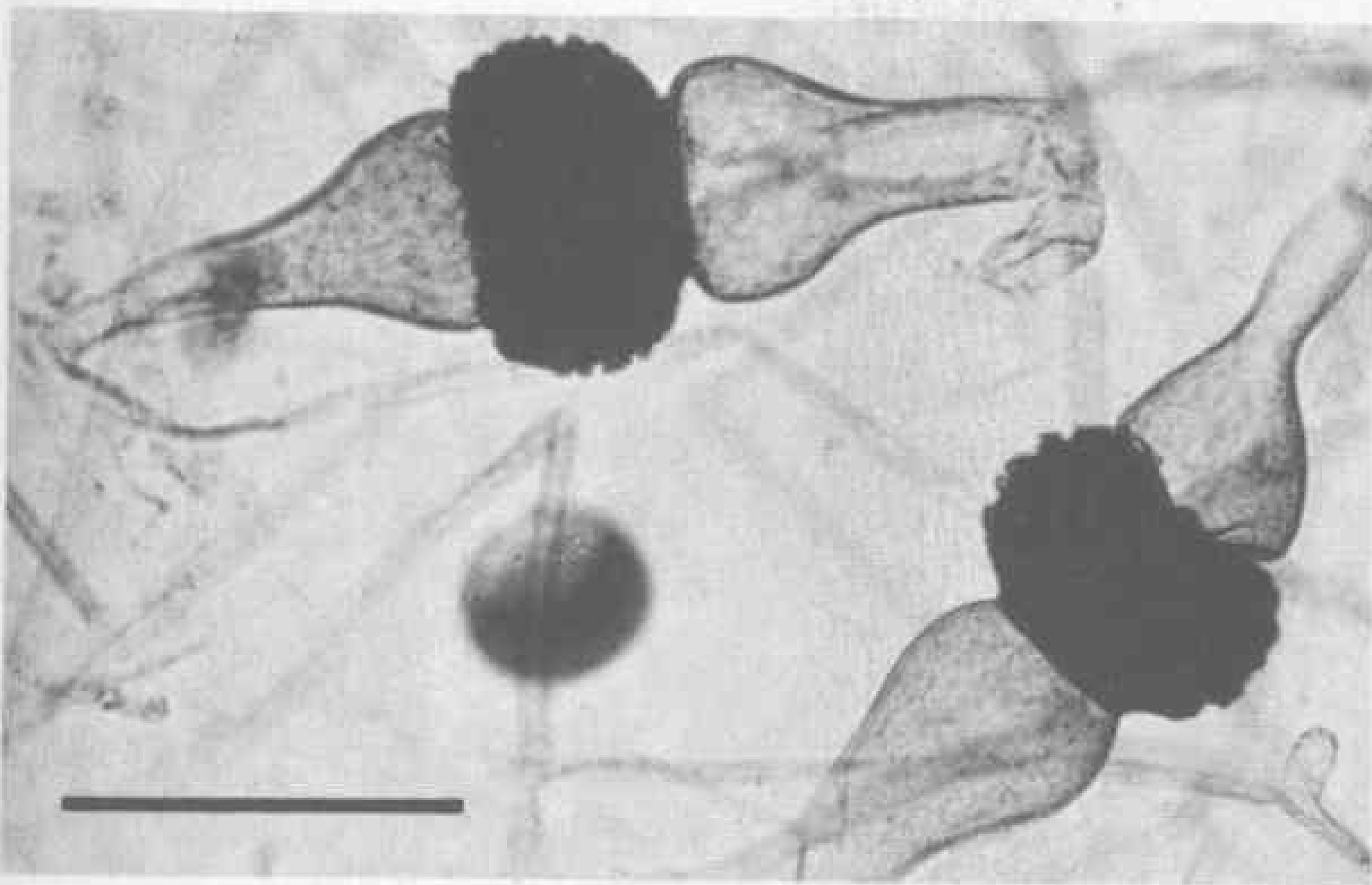
La mayor parte de los miembros de la clase Entomoftorales son parásitos de animales, principalmente de insectos. Se reproducen asexualmente, pero en lugar de liberar las esporas manteniendo el esporangio unido al micelio, sueltan siempre todo el esporangio. Un caso ejemplar es el género *Pilobolus*, que produce su micelio sobre estiércol de caballo y es capaz de lanzar su esporangio al aire hasta una altura de dos metros.

La clase Zoopagales comprende cerca de 65 especies reunidas en 10 géneros, todos ellos parásitos de amebas, nematodos y otros protistas y pequeños animales. La mayoría de ellos producen micelios con largas hifas que penetran en el cuerpo de su hospedador. Algunos generan unas hifas cortas, gruesas, enroscadas helicoidalmente, que forman una espiral dentro del cuerpo del organismo parasitado. Los espirales se desprenden con una violenta descarga que debilita el cuerpo del huésped. Unos gametangios en forma de maza (en este caso células especiales de las hifas que actúan como gametos) emergen de los restos del huésped, se fusionan y forman zigosporas. Algunos géneros de la clase son *Cochlonema* (*C. verrucosum* parasita a las amebas), *Endocochlus* y *Stylopage*.



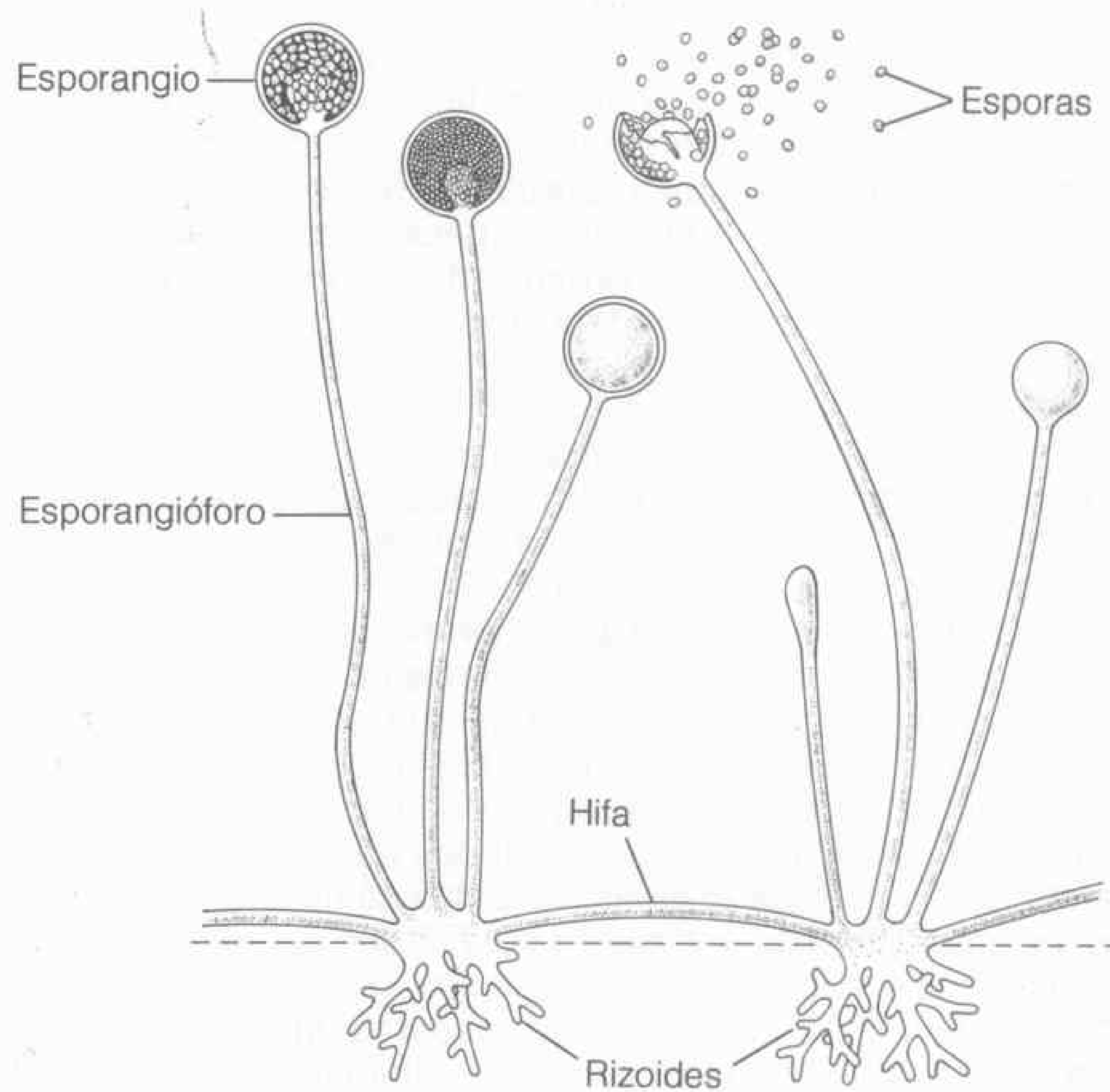
**A** Hifas, esporangióforos, y esporangios de *Rhizopus stolonifer*. MO, barra de referencia = 1 mm (Cortesía de W. Ormerod.)



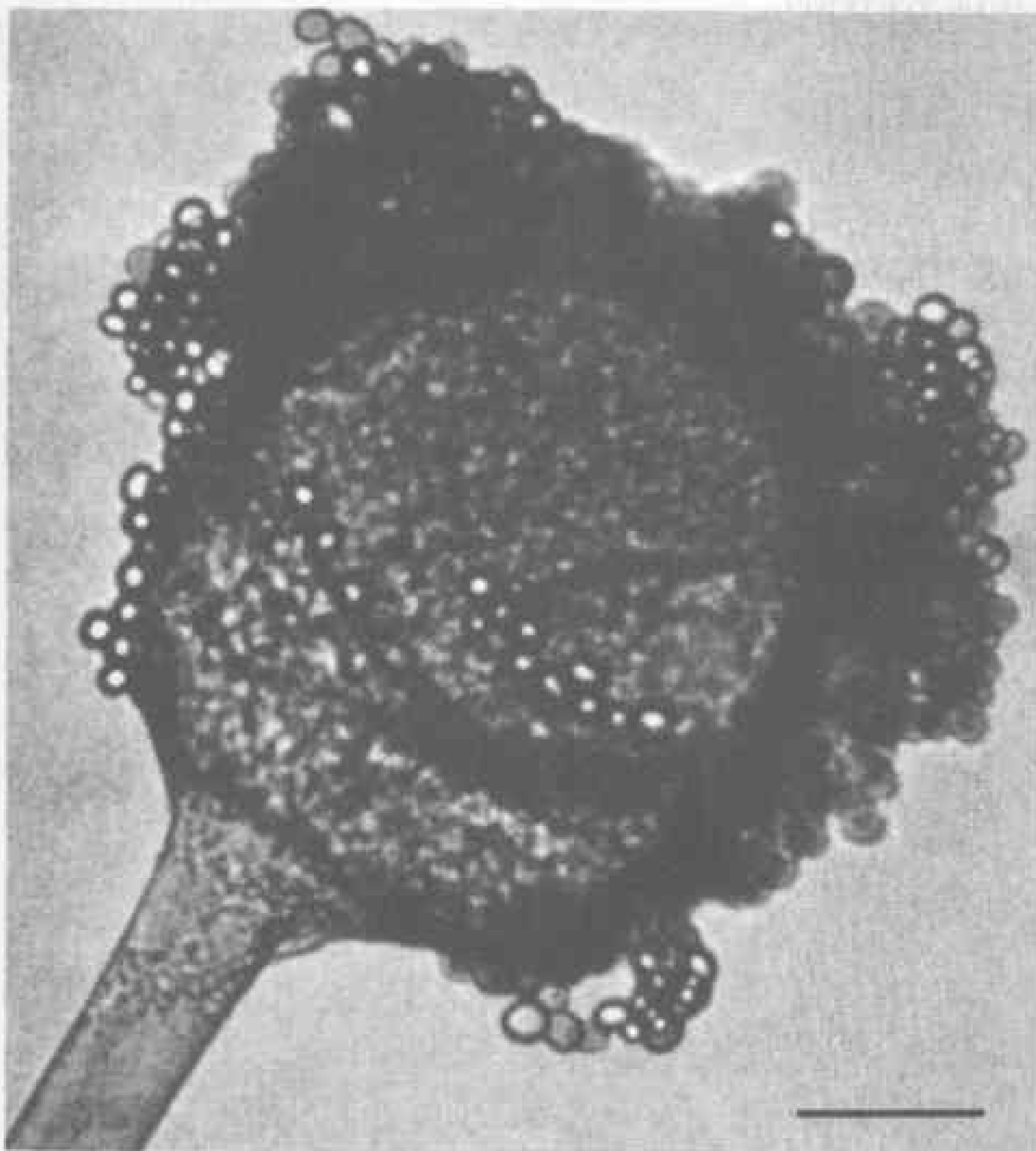


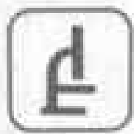


**B** Procesos sexuales en los zigomicetes: zigosporas negras formadas por la conjugación de hifas de signo sexual complementario. MO, barra de referencia = 1 mm. (Cortesía de W. Ormerod.)




**D** *Rhizopus* sp. (Dibujo de R. Golder.)

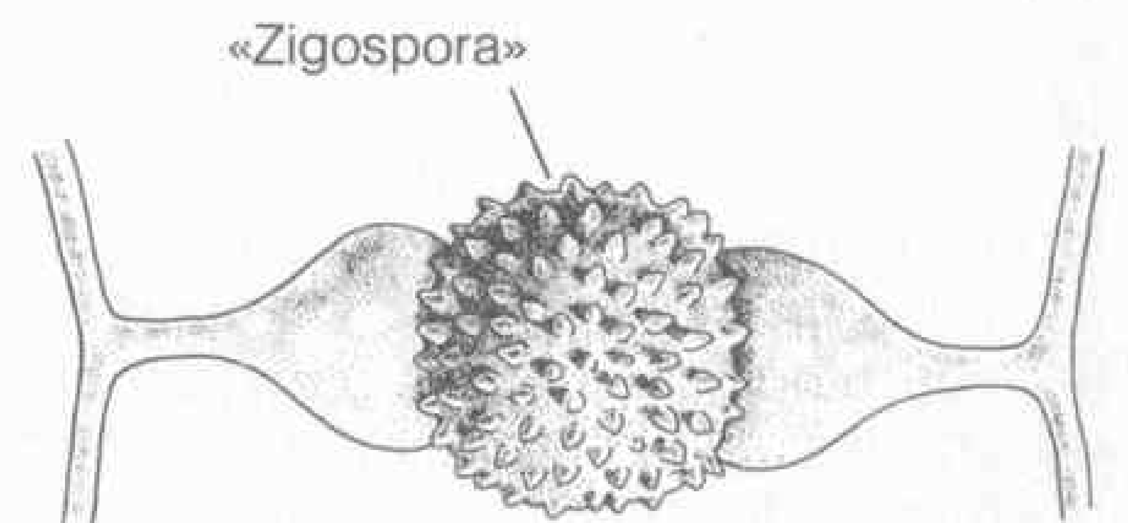




**C** Esporangio portador de esporas asexuales. MO, barra de referencia = 0,1 mm (Cortesía de G. Cope. Reproducido con autorización de Elementary Science Study of Education Development Corporation, Inc.)




**E** Conjugación en *Rhizopus* (Dibujos de R. Golder.)



# H-2 Ascomicetes

Del griego *askos*, bolsa, saco; *mykes*, hongo.

*Amorphomyces*
*Cerotocystis*
*Chaetomium*
*Claviceps*
*Elsinoe*
*Morchella*
*Mycosphaella*
*Neurospora*
*Rhizomyces*
*Saccharomyces*
*Sarcocypha*
*Sordaria*
*Tuber*

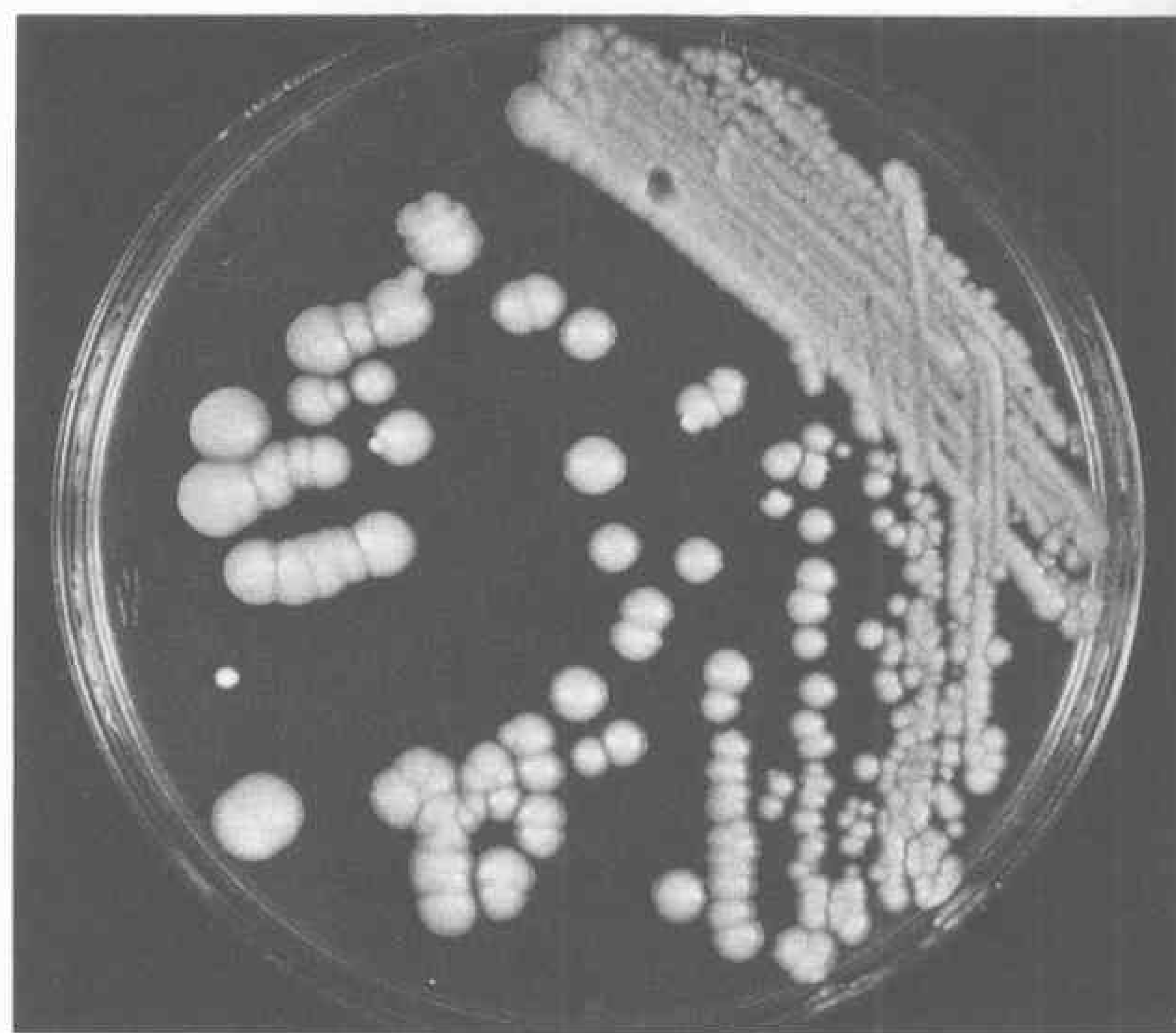
Los ascomicetes constituyen un grupo de hongos muy extenso, diverso y económicamente importante, que comprende decenas de miles de especies, entre ellas, organismos tan familiares como las levaduras, los mohos del pan, las colmenillas y las trufas. Los ascomicetes se diferencian de los demás hongos porque poseen una microscópica estructura reproductiva que recibe el nombre de asca. En algunas especies, las ascas son tan numerosas que su disposición organizada forma una estructura fructífera visible, llamada ascocarpo. Las hifas de los ascomicetes son largas, delgadas y ramificadas, y forman una masa visible de aspecto algodonoso, el micelio.

Un asca es una cápsula que se forma cuando se conjugan dos hifas de signos sexuales opuestos. En el asca, las parejas de núcleos se fusionan, mezclando temporalmente sus conjuntos de cromosomas en un núcleo zigótico. Este efímero núcleo zigótico experimenta una división reduccional por meiosis, produciendo cuatro nuevos núcleos haploides con el mismo número, pero con distinta combinación, de cromosomas que el núcleo de la hifa paterna. A continución, estos núcleos recién formados sufren una o dos divisiones mitóticas y a su alrededor se forma una pared celular, que engloba a cada uno de los núcleos producidos, juntamente con algo de citoplasma. Estas células formadas por meiosis y envueltas por una pared celular son las ascasporas. Alojadas en las ascas, al igual que los guisantes en su vaina, y desprendiéndose cuando están maduras, las ascósporas pueden viajar a grandes distancias, normalmente transportadas por el viento. Si aterrizan en un lugar adecuado en cuanto a nutrientes, germinan produciendo por sí solas las nuevas hifas.

La formación de ascósporas por fusión de hifas de distinto signo sexual no es el único medio de propagación de los ascomicetes. De hecho, muchos de ellos han perdido todo vestigio de procesos sexuales. La reproducción asexual es universal en los miembros de este grupo, a pesar de que tengan también reproducción sexual. Una hifa de un individuo se segmenta en enormes cantidades de conidiósporas, genéticamente idénticas, las cuales, al igual que las ascósporas, se dispersan gracias al transporte aéreo, o por los animales, muy a menudo insectos.

Los ascomicetes se alimentan de material muerto o vivo, tanto de plantas como de animales. Segregan enzimas digestivos a su alrededor y absorben los nutrientes que por este procedimiento se hallan disueltos. Los ascomicetes tienen un papel ecológico esencial, ya que atacan y digieren moléculas muy resistentes, tanto animales como vegetales, como por ejemplo la celulosa, la lignina y el colágeno. Gracias a los ascomicetes, es posible el reciclaje de bloques estructurales biológicamente muy importantes (como compuestos del carbono, del nitrógeno o del fósforo) encerrados en estas macromoléculas. Aunque algunos ascomicetes son patógenos y han causado prácticamente la eliminación de árboles como el castaño y el olmo de Norteamérica, otros miembros del *phylum* forman necesarias y saludables asociaciones de micorrizas (raíz y hongo) con casi todos los árboles. La transferencia de nutrientes inorgánicos desde el suelo hasta el árbol se ve altamente incrementada gracias a estas conexiones. La actual frecuencia de asociaciones de micorrizas en los ecosistemas terrestres podría indicar que los árboles contaron con el apoyo de los hongos cuando, hace más de 300 millones de años, sus antepasados colonizaron el hábitat terrestre.

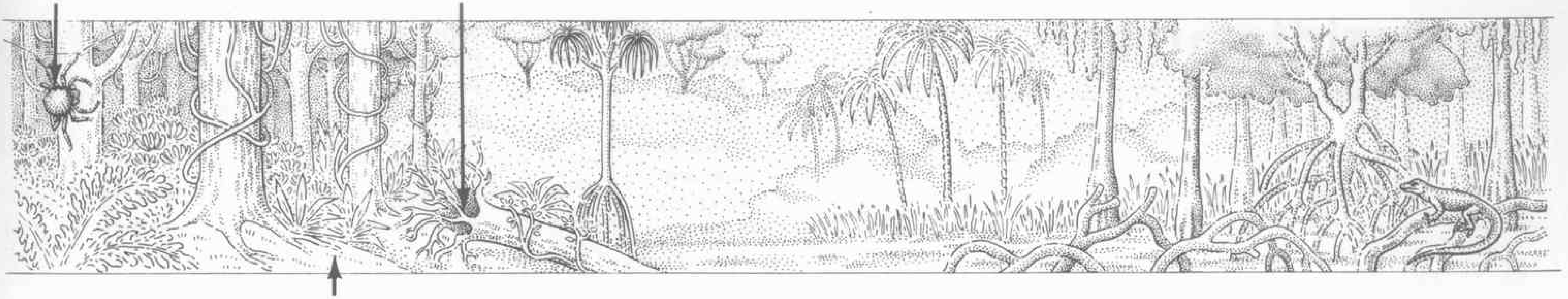


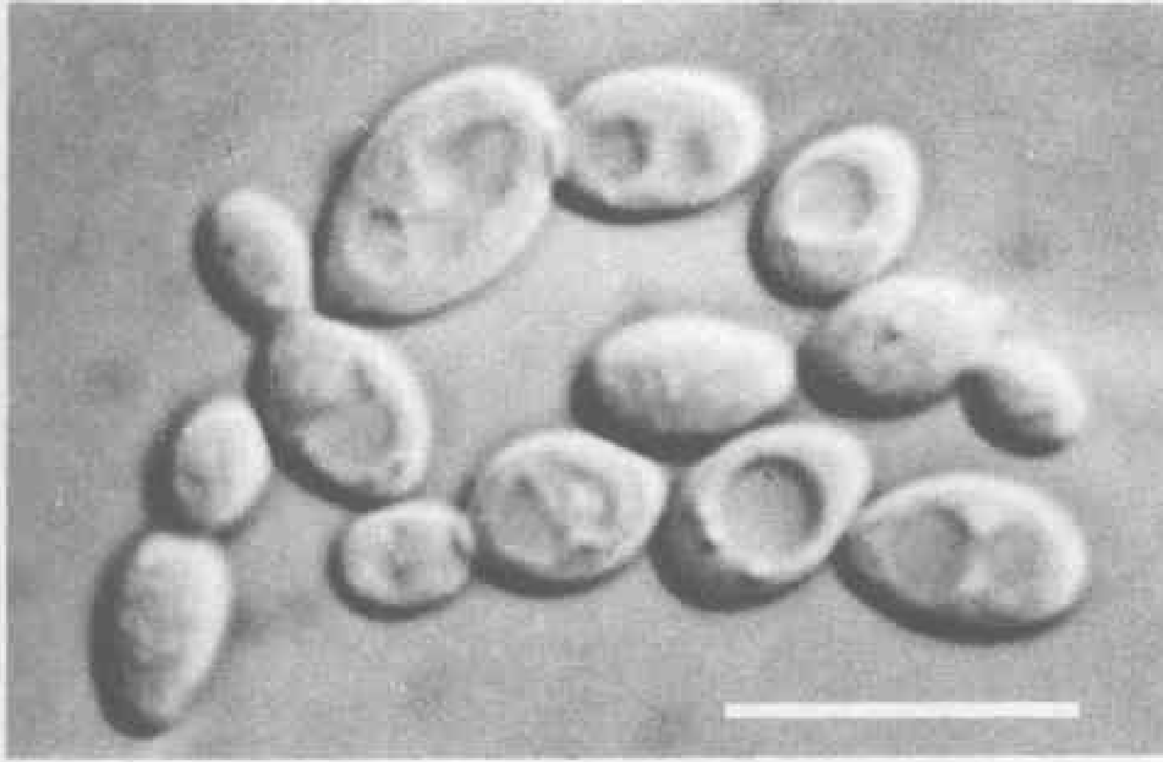


**A** *Saccharomyces cerevisiae.* Una colonia de levaduras en una placa de agar-agar. (Cortesía de P. B. Moens.)

Hay cuatro clases de ascomicetes: clase Hemiascomicetes, clase Euascomicetes, clase Loculoascomicetes, y clase Laboulbeniomicetes.

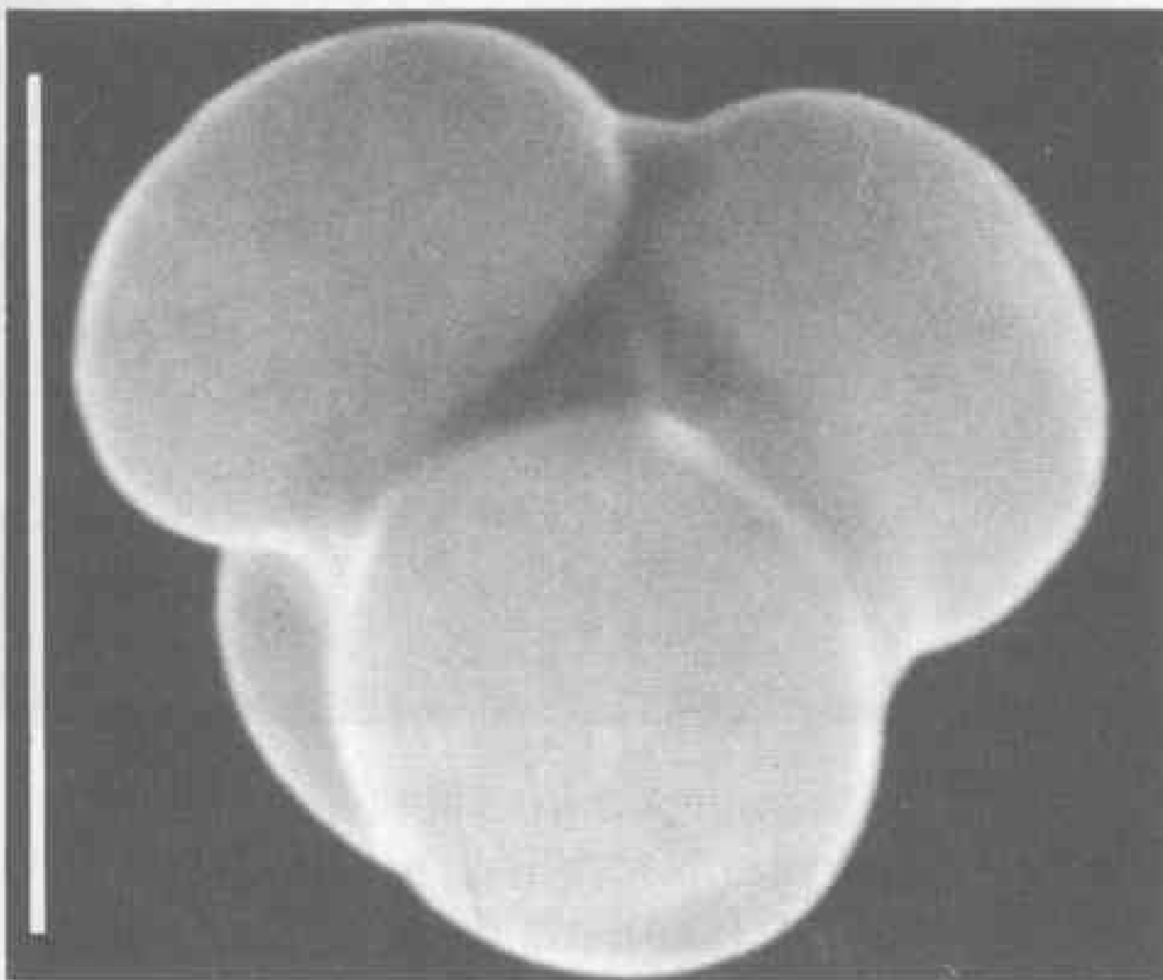
La clase Hemiascomicetes comprende los organismos morfológicamente más simples. Tienen micelios de pequeño tamaño o incluso pueden no tenerlos. El asca, en lugar de formarse en una hifa ascógena que crece a partir de las células conjugadas, se forma directamente. Finalmente, carecen también de ascocarpos. Los hemiascomicetes mejor conocidos son, probablemente, las levaduras, ilustradas aquí por *Saccharomyces cerevisiae.* Las levaduras generalmente no producen hifas. Muchos ascomicetes tienen estadios unicelulares alternados con estadios micelares, pero las levaduras parecen haber retrocedido al tipo de vida unicelular. No obstante, este parecido con los protoctistas es sólo superficial. Las células haploides se conjugan para formar un zigoto diploide que sufre meiosis y forma un asca verdadera, la cual produce ascósporas en disposición tetraédrica como la que muestra la fotografía de estas páginas. La germinación de las ascósporas consiste simplemente en la producción de algunas nuevas células por gemación. Las levaduras fermentan los azúca-

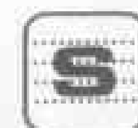




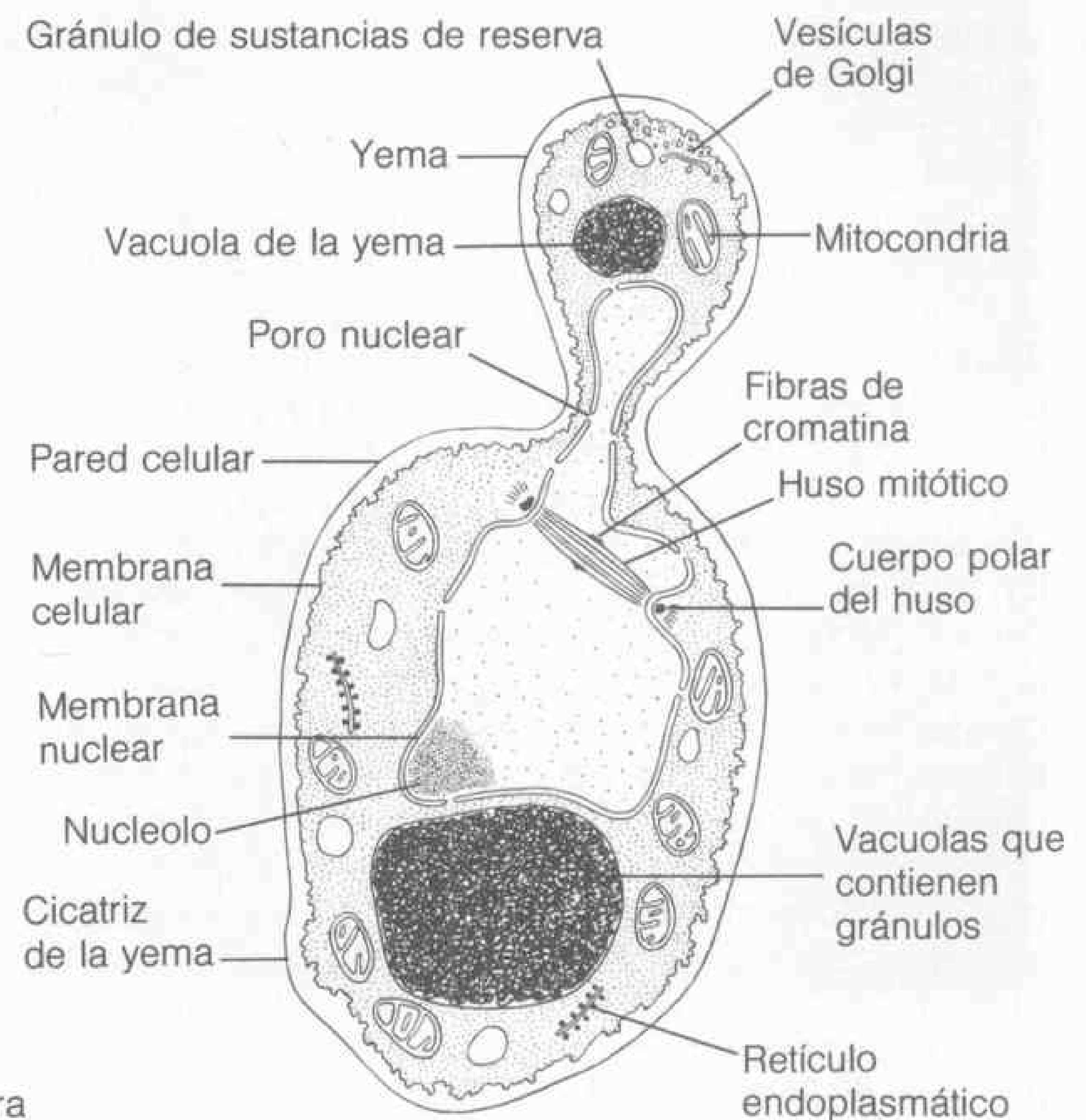


**B** Células de levaduras en gemación después de un día de crecimiento. MO, barra de referencia = 0,1 mm. (Cortesía de P. B. Moens.)





**C** Tétrada de ascósporas de levadura formadas tras la fertilización. Se han unido células de signo sexual opuesto y han sufrido luego una meiosis. MEB, barra de referencia = 0,1 mm. (Cortesía de L. Bulla.)




**D** Una célula de levadura en gemación. (Dibujo de R. Golder.)

res, como la glucosa y la sacarosa, que transforman en alcohol etílico. Esta capacidad es utilizada en la fabricación del vino y de la cerveza. En presencia de oxígeno gaseoso, las levaduras oxidan los azúcares a dióxido de carbono, actividad que queda reflejada en las burbujas de la masa del pan. Las levaduras de la cerveza y del pan han sido cultivadas durante miles de años.

La clase Euascomicetes es la mayor y mejor conocida. Entre los organismos de esta clase se hallan las colmenillas, las trufas y la mayoría de los hongos constituyentes de los líquenes (Phylum H-5). Generalmente, las ascas se desarrollan a partir de hifas ascógenas, las cuales, en muchos casos, se hallan incluidas en un verdadero ascocarpo. Las ascas son normalmente unitunicados (las paredes interior y exterior del asca son más o menos rígidas y no se separan cuando las esporas son expulsadas). El género *Neurospora* es ampliamente utilizado en investigación genética. En cada asca, los cuatro productos de la meiosis se dividen una vez para dar ocho células que permanecen fijas y ordenadas en una hilera según su orden de aparición. Cada ascóspora en una de las ascas puede ser extraída por orden y puede ser cultivada para determinar su constitución genética. La información así obtenida revela el comportamiento de los cromosomas durante una única meiosis y la posición de los genes en los cromosomas.

Los organismos de la clase Loculoascomicetes tienen ascas bitunicados (la pared interior es elástica y se expande mucho más que la pared exterior cuando las esporas son liberadas). Los ascocarpos se forman sobre una masa de tejido de sostén, el estroma. El género *Mycosphaella* tiene más de mil especies, muchas de ellas parásitas de plantas económicamente importantes por ser productos normales de la dieta humana. El género *Elsinoe* contiene varias especies patógenas que causan enfermedades en árboles cítricos, en las frambuesas y en los aguacates, entre otras.

Los organismos de la clase Laboulbeniomicetes son todos diminutos parásitos de los insectos. Tienen una gran especialización parasitaria; algunos parasitan únicamente uno de los sexos de la especie huésped, o sólo parte del cuerpo como las alas o las patas. Sus ascósporas germinan directamente dando estructuras fructíferas de tamaños comprendidos entre 0,1 mm y 1 mm de diámetro, cuyo número de células es fijo para cada especie. Algunos de los géneros de esta clase son *Rhizomyces* y *Amorphomyces*.

# H-3 Basidiomicetes

Del griego *basidion,* pequeña base; *mykes,* hongo.

*Agaricus*
*Amanita*
*Boletus*
*Calvatia*
*Cantharellus*
*Clavaria*
*Cyathus*
*Fomes*
*Geastrum*
*Lepiota*
*Phallus*
*Polyporus*
*Puccinia*
*Schizophyllum*
*Tremella*
*Ustilago*

Los basidiomicetes incluyen las royas, los tizones, los hongos gelatinosos, las setas, los bejines y los falos hediondos. Se distinguen de todos los demás hongos por tener una estructura microscópica reproductiva en forma de maza que recibe el nombre de basidio, de donde se deriva la denominación del grupo. Cada basidio contiene varias esporas haploides, generalmente cuatro. Estas esporas, que reciben el nombre de basidiósporas, son producidas por procesos sexuales y meiosis. Hay cerca de 25 000 especies de basidiomicetes, algunos de ellos parásitos de especies cultivadas por el hombre y de árboles forestales. Otros, como la seta *Agaricus,* son usuales en la dieta humana.

La mayoría de los basidiomicetes pasan por tres estadios de desarrollo. En primer lugar, la basidióspora germina y se desarrolla para formar un micelio primario, que es monocariótico y carece de septos. Más adelante, se forman septos que dividen a la hifa en segmentos uninucleados. Dos segmentos de hifas compatibles (de signo sexual opuesto) se conjugan. A menudo, estas hifas han sido producidas por la misma basidióspora. Esta capacidad de autofertilización recibe el nombre de homotalismo.

Tras la fusión de las hifas, se desarrolla un micelio secundario, que constituye el estado dicariótico del basidiomicete. La dicariosis, fase en la que cada segmento de las hifas tiene una pareja de núcleos, es sumamente frecuente en este *phylum.* Si los núcleos proceden de dos padres distintos (es decir, de hifas desarrolladas por distintas basidiósporas), el estado de la hifa recibe el nombre de heterocariótico. Esta situación es análoga al intervalo de tiempo que hay entre la fusión citoplasmática del óvulo y el espermatozoide en los animales, y la fusión de sus núcleos.

Los micelios dicarióticos y heterocarióticos crecen por división simultánea de los dos núcleos en un segmento de la hifa, con la subsiguiente formación de un nuevo septo. Para asegurar que cada nuevo segmento contenga un núcleo descendiente de cada uno de los padres, se forma una conexión lateral en forma de asa, a través de la cual, y antes de que se forme el nuevo septo, pasa uno de los cuatro núcleos y se dirige hacia el otro lado del segmento. El resultado es el intercambio del orden de los núcleos. Cuando se forma un nuevo septo, los núcleos a cada lado del septo son de diferentes orígenes parentales.

El micelio terciario está representado por los tejidos que forman las hifas dicarióticas durante la génesis de las basidiósporas. Estos tejidos pueden formar cuerpos fructíferos complejos, como las setas y las estructuras gelatinosas de algunos hongos, o simplemente producir unas protuberancias fructíferas que son observables a menudo en los vegetales infectados por las royas o los tizones.

Hay dos clases de basidiomicetes: la clase Heterobasidiomicetes y la clase Homobasidiomicetes.

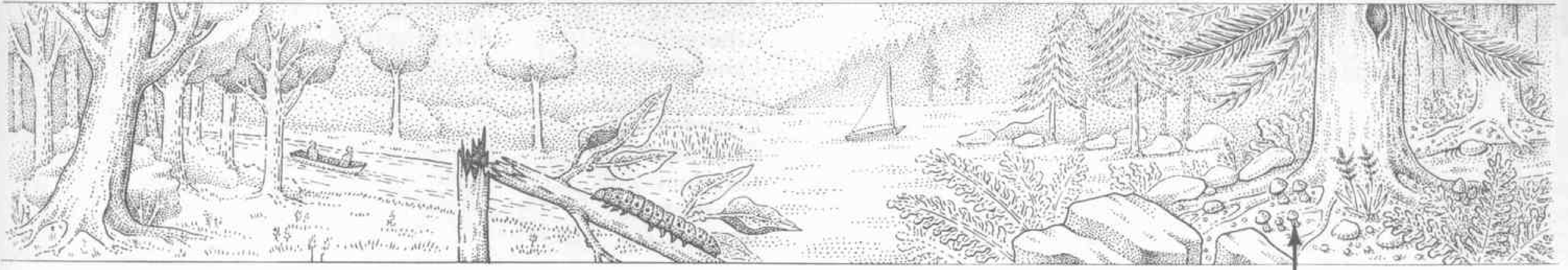
La clase Heterobasidiomicetes incluye los hongos gelatinosos, las royas y los tizones, los cuales normalmente tienen más de un tipo de estructura productora de basidiósporas. Algunos, como el cornezuelo del centeno, que produce una enfermedad en las flores del centeno y es portador de sustancias venenosas para los hombres, tienen ciclos vitales enormemente complejos sincronizados con la biología de sus plantas hospedadoras y con las condiciones ambientales estacionales.

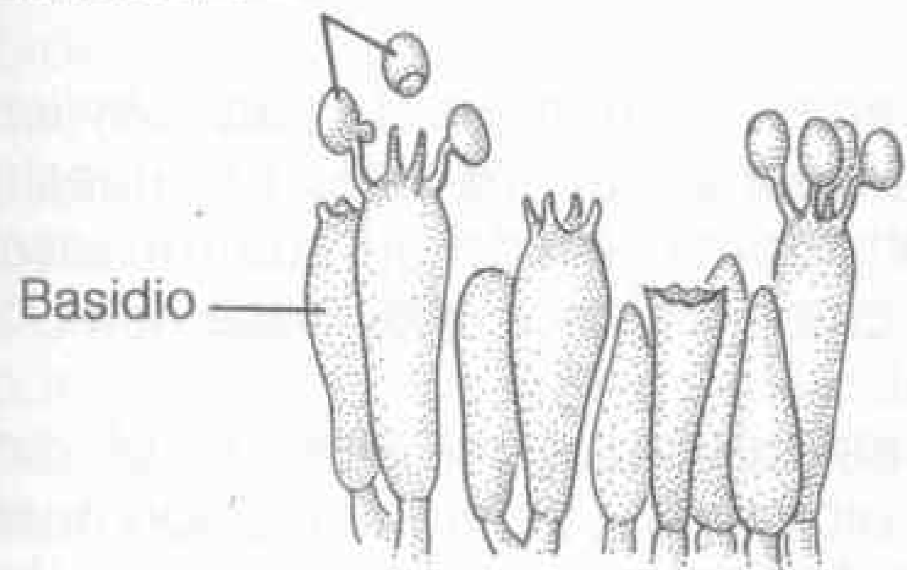


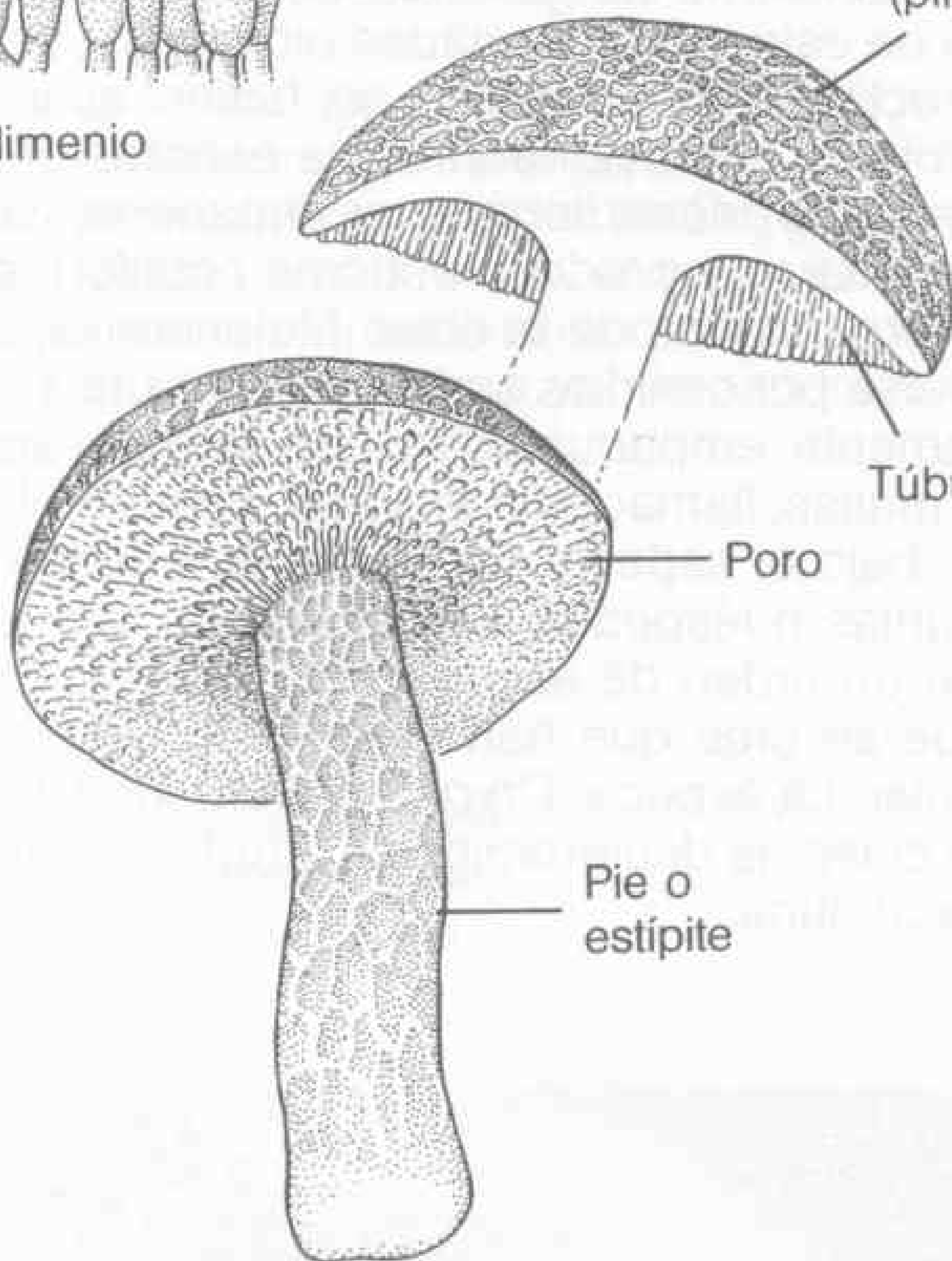


**A** Cuerpos fructíferos de *Boletus chrysenteron,* Barra de referencia = 5 cm. (Cortesía de W. Ormerod.)

Todos los miembros de la clase Homobasidiomicetes producen basidios no septados, normalmente con cuatro basidiósporas. Hay dos subclases: la subclase Himenomicetes y la subclase Gasteromicetes. La primera subclase incluye las setas típicas, los hongos yesqueros y los hongos coraloides *(Ramaria,* spp.). En todos ellos los basidios se hallan sostenidos por una estructura bien desarrollada, el himenio, que está abierto al exterior durante la formación de las basidiósporas. En las setas con láminas, los basidios se sitúan sobre la superficie inferior de la lámina. En las setas con poros, como las del género *Boletus* mostrado en la ilustración, los basidios están alineados en el interior de unos tubos que finalizan en los poros exteriores. La subclase Gasteromicetes incluye los bejines, estrellas de tierra, falos hediondos y hongos-nido. Sus esporas maduran dentro de una estructura englobante llamada basidiocarpo, de la que son expulsadas sólo cuando el cuerpo fructífero se descompone o se desgarra.

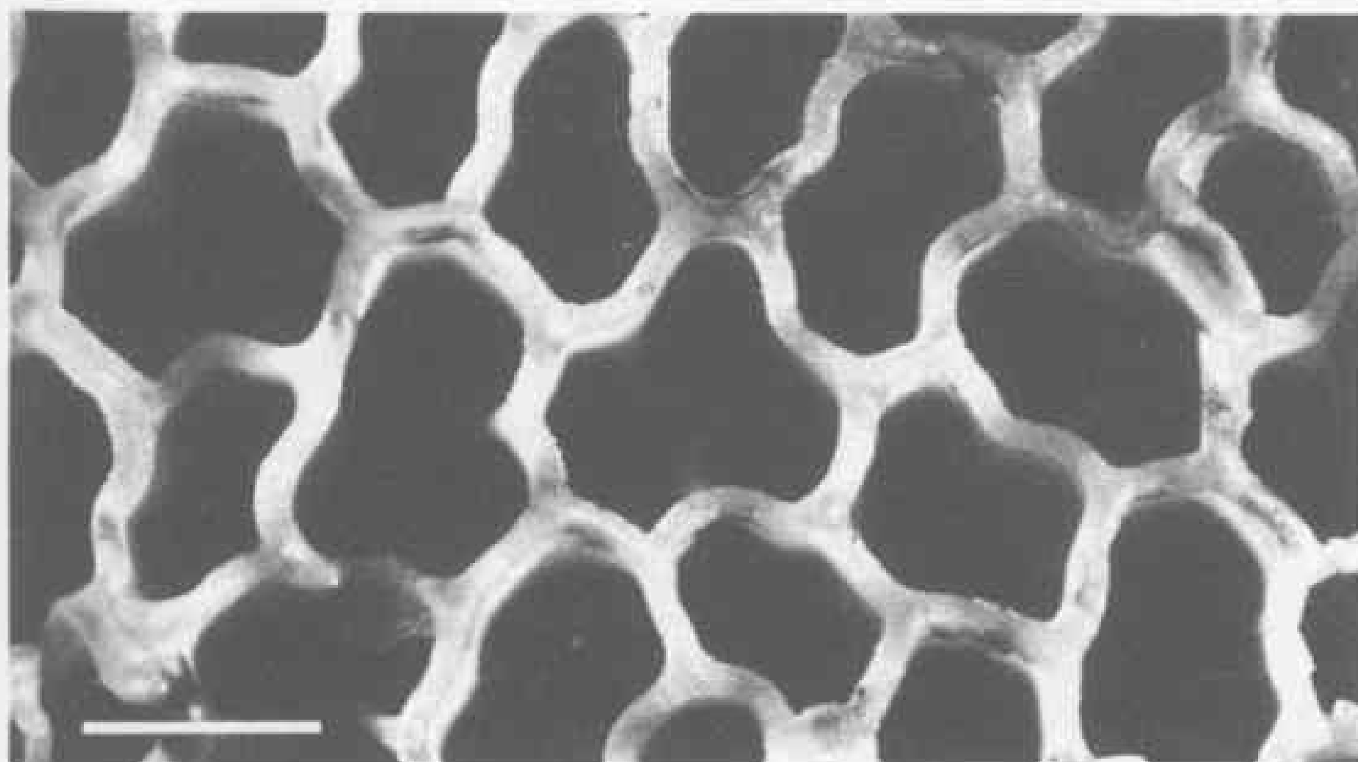


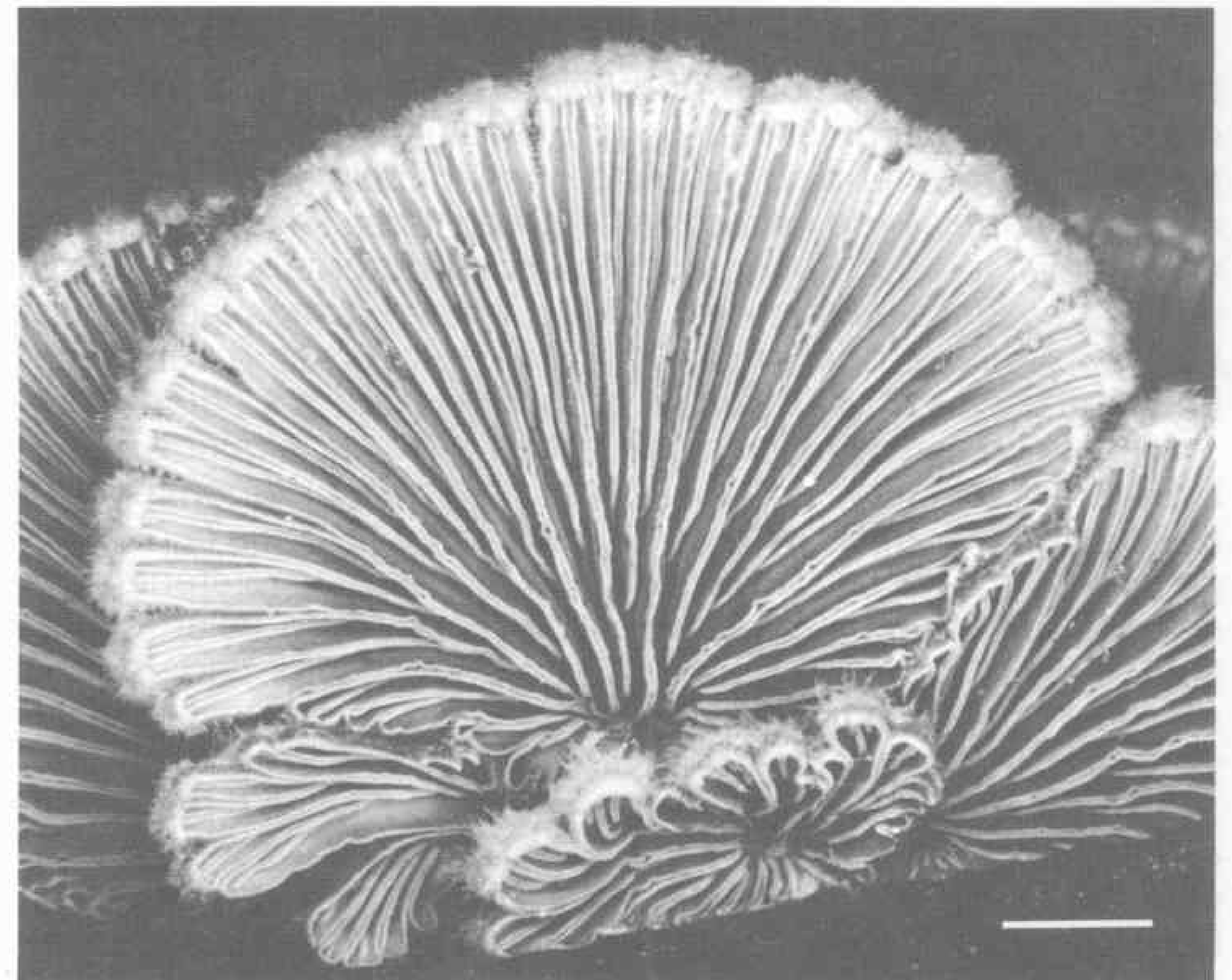


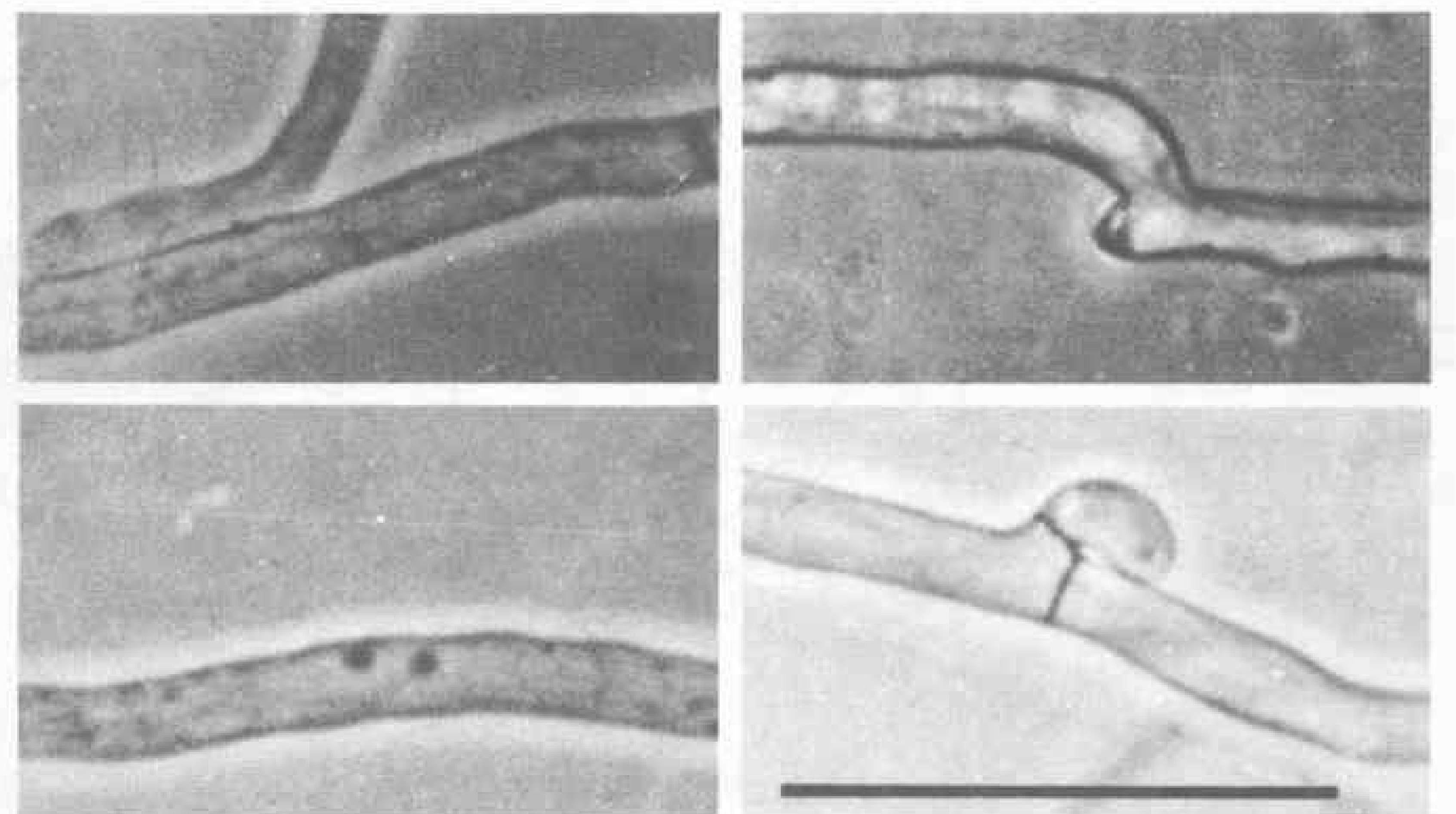

**B** Cuerpo fructífero e himenio de *Boletus chrysenteron.* (Dibujo de L. Meszoly.)

**C** «Poros» de *Boletus chrysenteron.* Barra de referencia = 1 mm. (Cortesía de W. Ormerod.)





**D** Cara inferior de *Schizophyllum commune,* mostrando las láminas. Las dobles líneas blancas contienen hileras de basidios. Barra de referencia = 1 mm. (Cortesía de W. Ormerod.)



**E** Conjugación de hifas de basidiomicetes de signo sexual opuesto. Arriba, a la izquierda: aproximación de las hifas; arriba, a la derecha: fusión incipiente; abajo, a la izquierda: hifas fusionadas, en las que se observan dos nucleolos; abajo, a la derecha: conexión por una fíbula. La especie es *Schizophyllum commune.* MO, barra de referencia = 40 μm. (Cortesía de W. Ormerod.)

# H-4 Deuteromicetes

Del griego *deuteros*, segundo; *mykes*, hongo.

*Alternaria*
*Aspergillus*
*Candida (Monilia)*
*Clypeoseptoria*
*Cryptococcus*
*Cryptosporium*
*Fusarium*
*Geotrichum*
*Histoplasma*
*Penicillium*
*Rhizoctonia*
*Trichophyton*
*Verticillium*

Los deuteromicetes u hongos imperfectos han sido frecuentemente considerados como un *phylum*-forma o una clase-forma debido a que no representan un grupo natural. La palabra *perfecto* es un antiguo término botánico que indica la posesión de un conjunto completo de estructuras reproductoras sexuales. Así, los deuteromicetes son hongos que carecen de órganos de reproducción sexual. No obstante, al igual que los ascomicetes y los basidiomicetes, se desarrollan a partir de esporas o conidios y forman micelios cuyas hifas se hallan divididas por septos.

Aunque no tienen la típica sexualidad meiótica, algunos deuteromicetes presentan un ciclo parasexual: en el laboratorio se pueden obtener micelios recombinados, con distintos caracteres genéticos, por fusión de hifas de dos organismos diferentes. De estas hifas, y mediante procesos que todavía no están claros, aparece una nueva y persistente descendencia formada por un verdadero cruzamiento sexual. Este proceso parasexual no incluye la existencia de hifas especializadas.

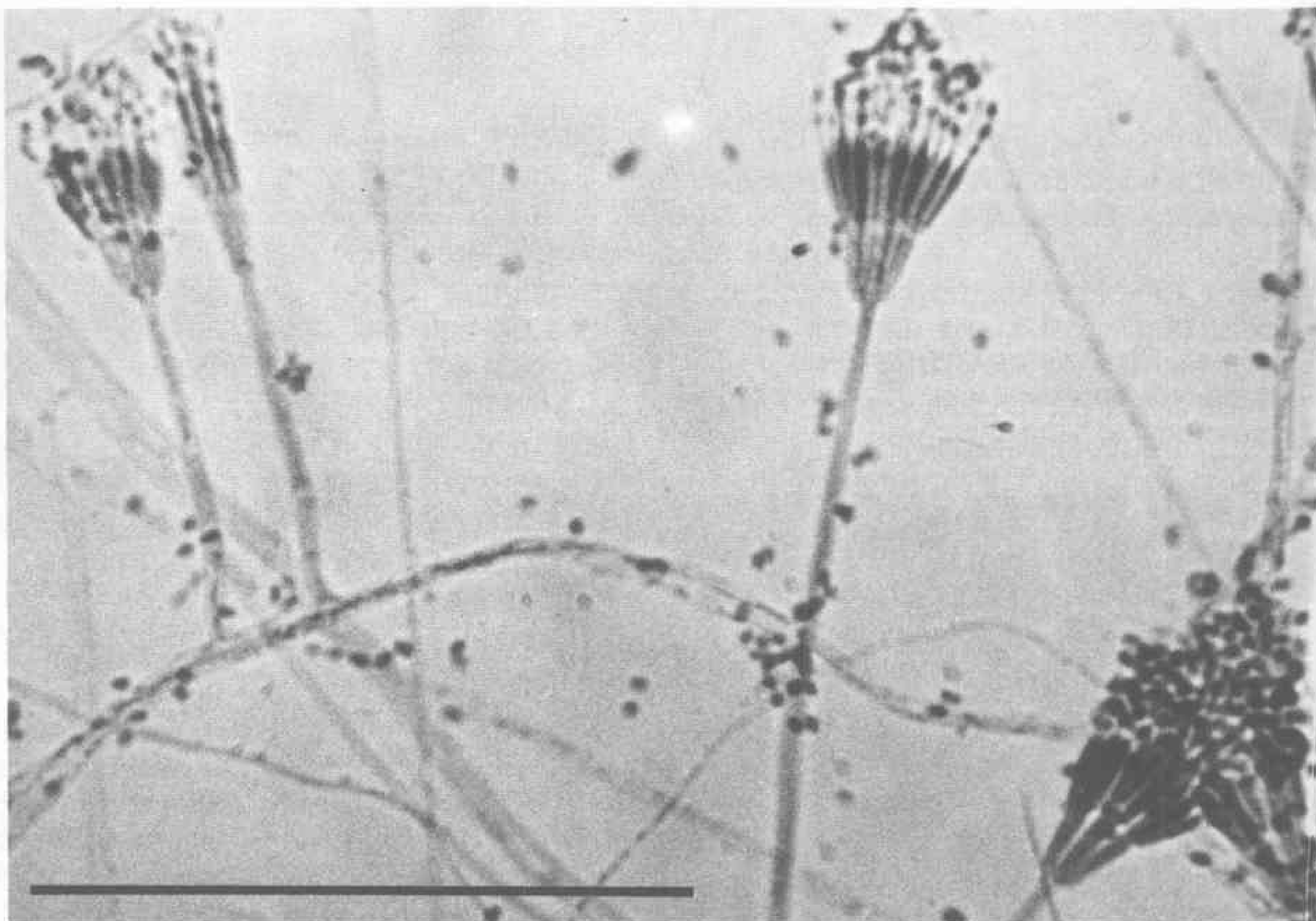
Se cree que los deuteromicetes son ascomicetes o basidiomicetes que han perdido su capacidad de producir ascas o basidios. En particular, se considera que muchos de ellos derivan de los ascomicetes debido al parecido existente entre los micelios y los conidios de ambos grupos. En algunas especies, originalmente clasificadas como deuteromicetes, se han descubierto recientemente estructuras sexuales, lo que ha permitido su reclasificación y su inclusión dentro de los basidiomicetes o los ascomicetes.

Se cuentan unas 25 000 especies de hongos de este *phylum*, incluyendo algunos de gran importancia médica. En nuestro esquema de clasificación, el *phylum* se divide en cuatro clases principales: clase esferópsidos, clase Melanconios, clase Monilios y clase Mycelia Sterilia.

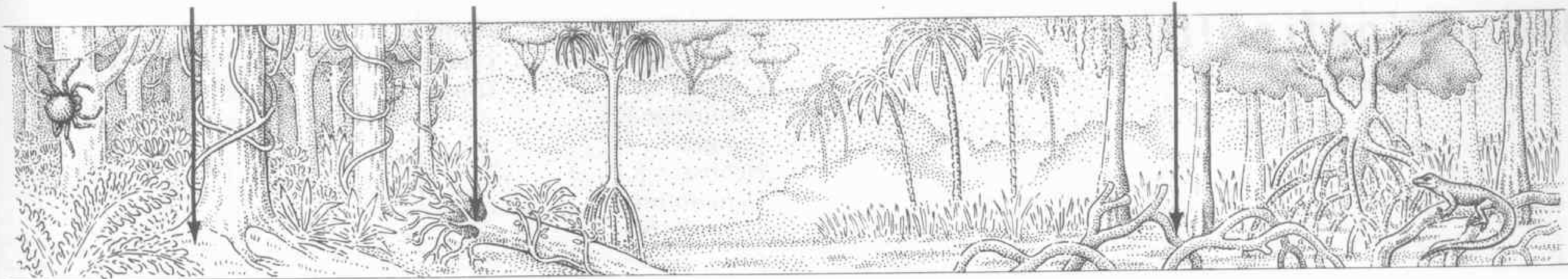
Los miembros de la clase esferópsidos se reproducen por medio de estructuras llamadas picnidios. Los picnidios son cuerpos fructíferos huecos que se hallan alineados junto con los conidióforos (hifas portadoras de esporas comunes en los ascomicetes). *Clypeoseptoria aparothospermi* se desarrolla en los tejidos foliares y produce esporas acutiformes.

Los organismos de la clase Melanconios se reproducen asexualmente por conidios sostenidos por unos conidióforos cortos y densamente empaquetados que forman una masa compacta. Estas masas, llamadas acérvulos, pueden observarse frecuentemente bajo el aspecto de discos aplanados en la superficie de las plantas huéspedes. Los acérvulos son también característicos de un orden de ascomicetes llamado orden Melanconiales del que se cree que han descendido estos deuteromicetes en particular. La especie *Cryptosporium lunasporum*, perteneciente a esta clase de deuteromicetes, produce conidiosporas en forma de media luna.





**A** Hifas de una especie de género *Penicillium* con varios conidióforos con conidios (esporas asexuales) en sus extremos. MO, barra de referencia = 0,1 mm.

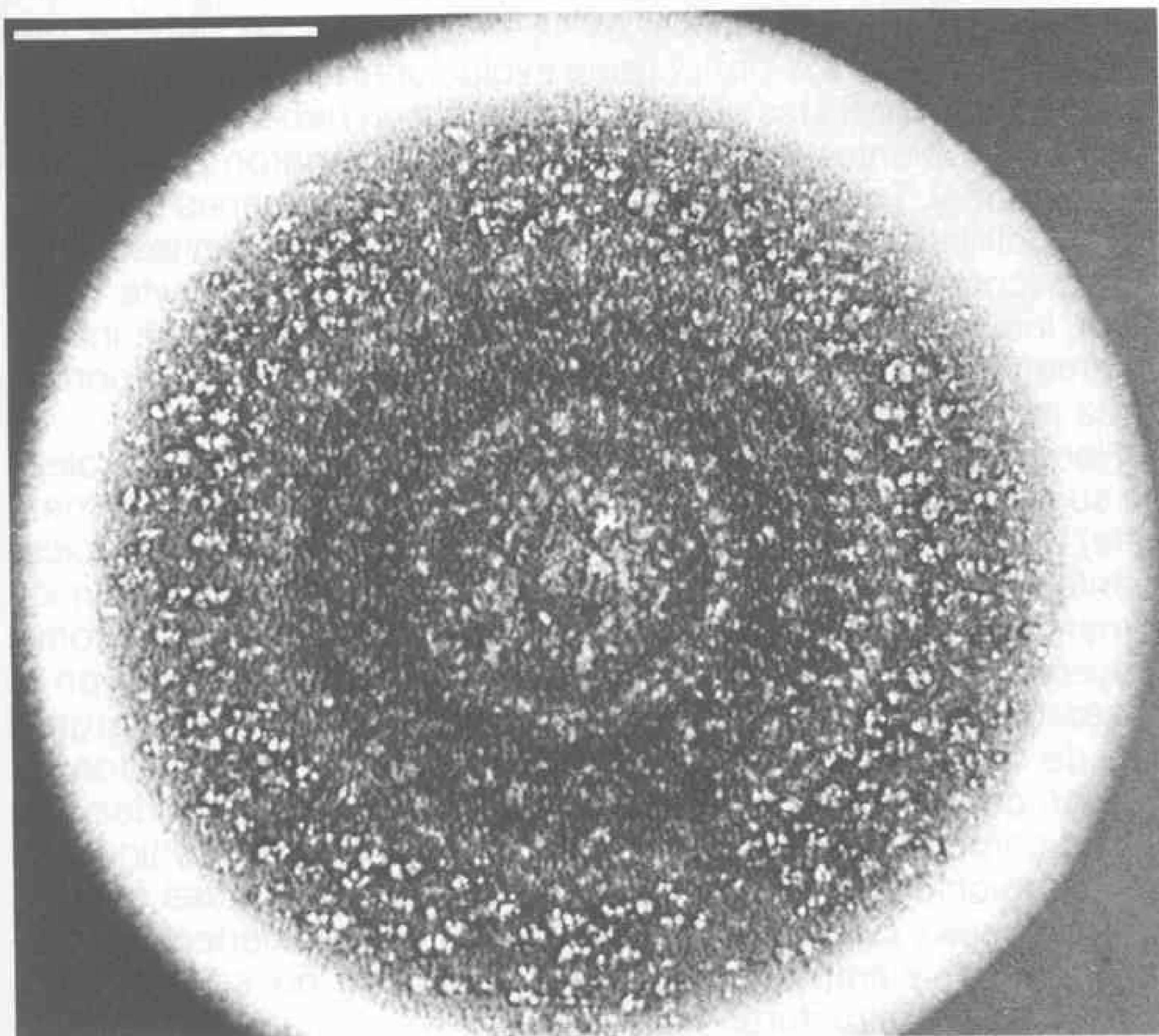


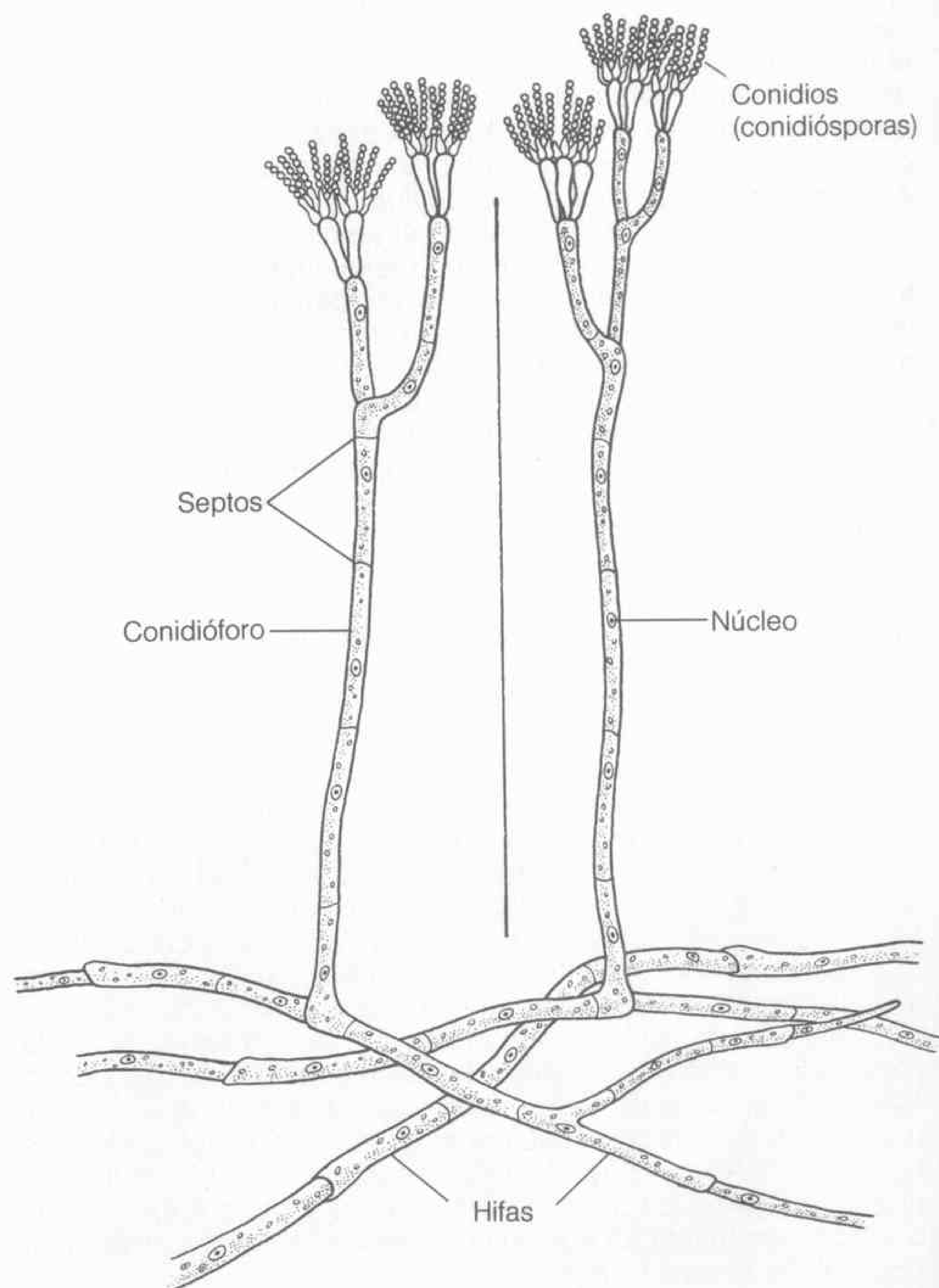
La clase Monilios comprende más de 10 000 especies. Miembros de esta clase son algunos hongos patógenos y levaduras que no producen ascas ni basidios. Se reproducen mediante blastoconidios, células de pared delgada que son liberadas en los extremos de hifas normales. El género *Penicillium* pertenece a esta clase. Algunos organismos de esta clase se reproducen por gemación. La proliferación de *Candida albicans*, otro miembro de esta clase, causa una infección vaginal frecuente llamada moniliasis.

La clase Mycelia Sterilia incluye aquellos géneros que no tienen vestigios de reproducción, sexual o asexual. Los micelios crecen sin ninguna diferenciación apreciable. De las dos docenas de géneros conocidos de esta clase, el mejor conocido es *Rhizoctonia*, un hongo común en los suelos que causa la podredumbre de las raíces de las plantas, incluyendo especies cultivadas de elevada importancia económica.

**B** Colonia de *Penicillium* obtenida de un solo conidio cultivado en una placa de agar-agar. En el centro, la parte más antigua de la colonia, se hallan los conidios pigmentados; en la parte periférica sólo hay hifas no pigmentadas. Barra de referencia = 1 cm. (Cortesía de W. Ormerod.)








**C** *Penicillium sp.* (Dibujo de R. Golder.)

# H-5 Micoficófitos

**(Líquenes)**

Del griego *mykes,* hongo; *phykos,* alga; *phyton,* planta.

*Calicium*
*Cladonia*
*Collema*
*Coniocybe*
*Lepraria*
*Lichina*
*Lichenothrix*
*Ochrolechia*
*Parmelia*
*Umbilicaria*
*Usnea*

Los líquenes, por su capacidad de crecer sobre la superficie desnuda de las rocas, o de cubrir zonas quemadas o regiones volcánicas de reciente aparición, han sido considerados como «plantas pioneras». Aunque es realmente cierto que los líquenes son pioneros, no lo es, en cambio, que sean plantas. Un liquen es el resultado de la reunión simbiótica de un hongo, normalmente un ascomicete (Phylum H-2) y un alga clorofícea (Phylum Pr-15) o una cianobacteria (Phylum M-7). Así, al igual que los deuteromicetes, los líquenes constituyen un *phylum*-forma. Hay unas 25 000 especies pertenecientes a este *phylum.*

En el laboratorio se han aislado algunos constituyentes de la simbiosis y se ha conseguido su crecimiento por separado. Se han descrito, como mínimo, unos 26 géneros de simbiontes fotosintéticos incluyendo un alga xantófita (Phylum Pr-9). En muchos líquenes, las algas son clorofíceas de los géneros *Trebouxia* o *Pseudotrebouxia* o cianobacterias como *Nostoc.* Un número mucho mayor de simbiontes fúngicos participan en las simbiosis liquénicas. En este sentido, al decir que hay 25 000 especies de líquenes, se sobrentiende la existencia de un número igual de especies fúngicas diferentes.

Los simbiontes que constituyen el liquen son bastante distintos de sus mismas especies de vida libre. Desde hace un siglo aproximadamente, se sabe que la simbiosis es un mecanismo crucial en la morfología, desarrollo y evolución de los líquenes. En las dos últimas décadas se ha descubierto que los líquenes pueden sintetizar compuestos como los ácidos liquénicos y pigmentos. Esta capacidad no se observa en los hongos y las algas cuando crecen por separado.

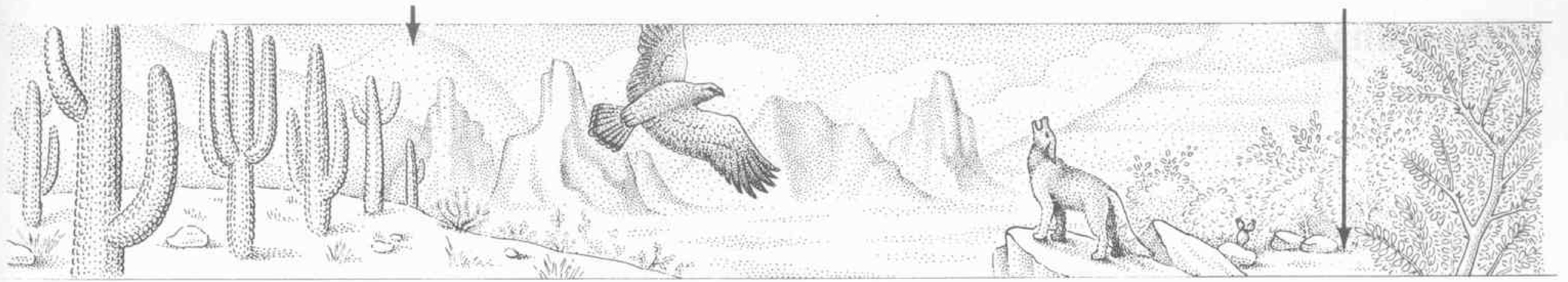
Los líquenes son muy abundantes en la tundra ártica y antártica, en las cumbres montañosas, en los trópicos y en los bosques del hemisferio norte. Crecen normalmente sobre la corteza de los árboles o sobre la superficie de las rocas. Otro hábitat común es la zona supramareal de las costas rocosas, donde los líquenes se hallan muy diversificados en la franja que recibe la nebulización marina. Los líquenes son conocidos por su resistencia a la desecación, pero no se conoce tan bien el hecho de que deben alternar forzosamente los períodos secos con otros húmedos, puesto que la sequía continua o la humedad sin interrupción los aniquila. Su lentísimo crecimiento es legendario. Muchos estudios de líquenes en piedras de sepulcros y otros monumentos bien datados muestran que su crecimiento es del orden de unos pocos milímetros en un siglo.

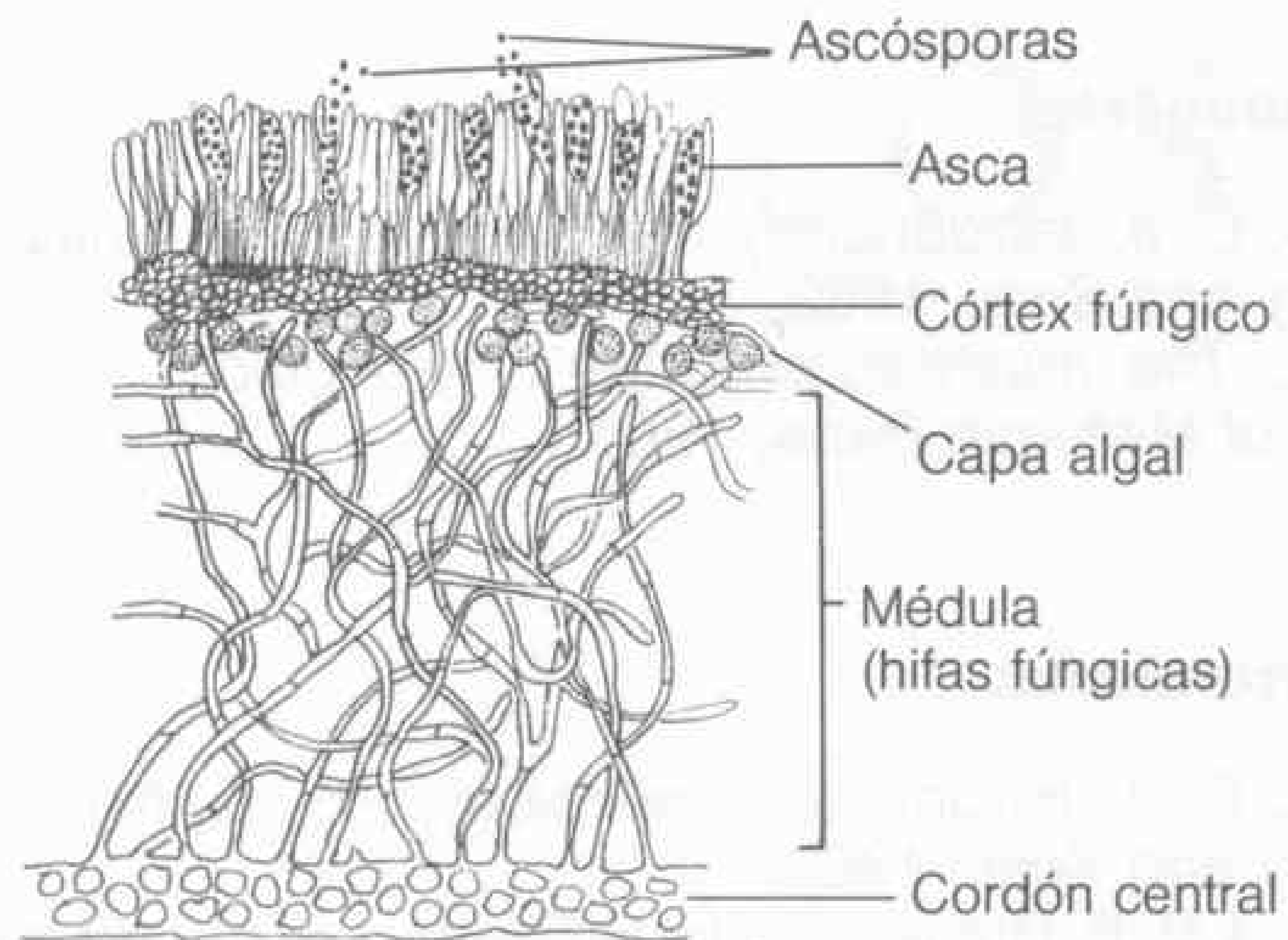
Los líquenes tienen un papel muy importante en las fases iniciales de cambio ecológico. Por su lenta acción de desgaste y disolución de las rocas sobre las que se han establecido, preparan el terreno para la germinación de semillas y la formación de comunidades vegetales enraizadas. Los líquenes tienen, pues, una acción meteorizadora e iniciadora de la formación de los suelos. A pesar de su robustez, son muy sensibles a ciertos gases (por ejemplo, el dióxido de azufre y compuestos volátiles metálicos) liberados en la combustión del carbón. De este modo, su presencia y grado de desarrollo son utilizados como indicadores de la polución.

Los naturalistas agrupan los líquenes según su apariencia exterior. Los líquenes reciben diferentes denominaciones, según su forma de crecimiento: crustáceos cuando se hallan incrustados en el sustrato, foliosos cuando tienen un aspecto laminar, o fruticosos cuando tienen aspecto arborescente (véase la fotografía de *Cladonia cristatella*). El talo, crustáceo o folioso, es la parte vegetativa del organismo. La región dedicada a la reproducción tiene, normalmente, una apariencia distinta. La reproducción comporta a menudo la formación de ascósporas por meiosis. Quizás el modo de propagación más frecuente sea por dispersión de soredios, pequeños fragmentos que como mínimo consisten en una célula algal rodeada por hifas fúngicas. Los soredios son fácilmente transportados por la fuerza del viento y, cuando alcanzan el ambiente que les es favorable, se desarrollan formando nuevos líquenes.

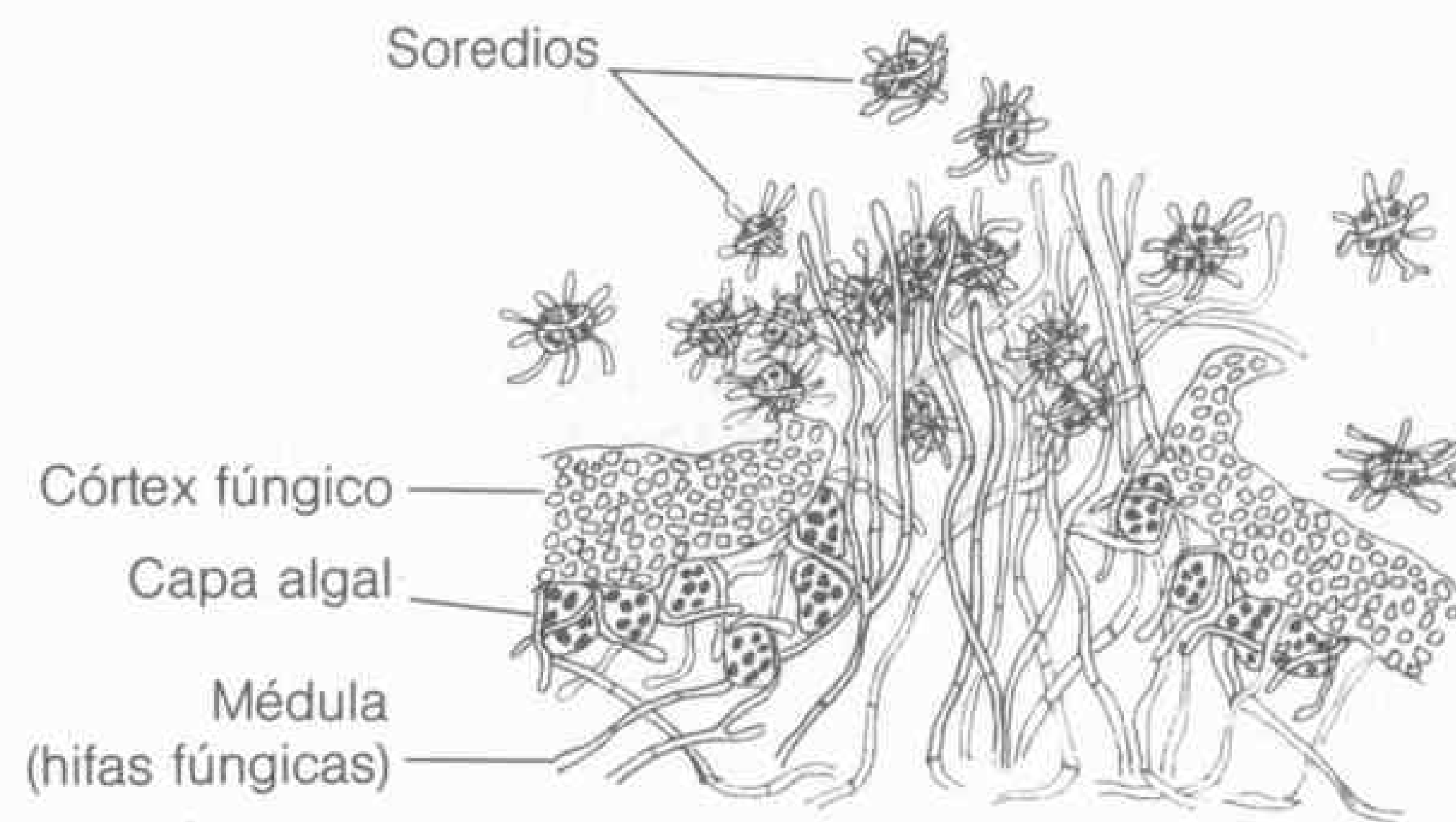
El hecho de que los líquenes sean la conjunción de dos simbiontes ha causado disensiones en su clasificación. Sin embargo, la mayoría de liquenólogos concuerdan en que los líquenes, a ser posible, deberían clasificarse de acuerdo a los grupos de ascomicetes o basidiomicetes a los que pertenecen los simbiontes fúngicos. Existe una analogía precisa entre esta consideración y la teoría de que los protoctistas fotosintéticos deberían clasificarse de acuerdo con sus ciclos vitales y con la estructura de la parte no fotosintética de la célula. Ello se debe a que probablemente estos protoctistas evolucionaron polifiléticamente (diferentes protoctistas heterótrofos pudieron haber adquirido los mismos simbiontes fotosintéticos que evolucionaron para formar los plástidos). También parece posible que los líquenes evolucionaran polifiléticamente. Así pues, al igual que otros taxones importantes (como los Deuteromicetes y Zoomastiginos, Phyla H-4 y Pr-8), los líquenes constituyen un grupo que se mantiene intacto solamente por manifestar unas características comunes y porque en la naturaleza son fácilmente reconocibles.

Hemos dividido los líquenes en tres clases, según la naturaleza de su simbionte fúngico (ascomicete, basidiomicete o deuteromicete). Los líquenes que contienen ascomicetes producen típicamente unos cuerpos fructíferos abiertos. Entre ellos se hallan los géneros *Lichina, Collema* y *Cladonia.* Las especies de *Cladonia,* muy comunes en la región nordeste americana, constituyen el pasto de muchos animales (y, en casos de gran emergencia, de hombres). Se encuentran en la base de las cadenas tróficas del Ártico, sistemas tróficos que incluyen a grandes animales como el caribú y el reno. La mayor parte de los líquenes con simbiontes de tipo basidiomicete pertenecen a las familias Clavariáceas y Coráceas. En los líquenes que contienen deuteromicetes (por ejemplo, *Lepraria* y *Lichenotrix*) no se conoce la existencia de estructuras fructíferas.

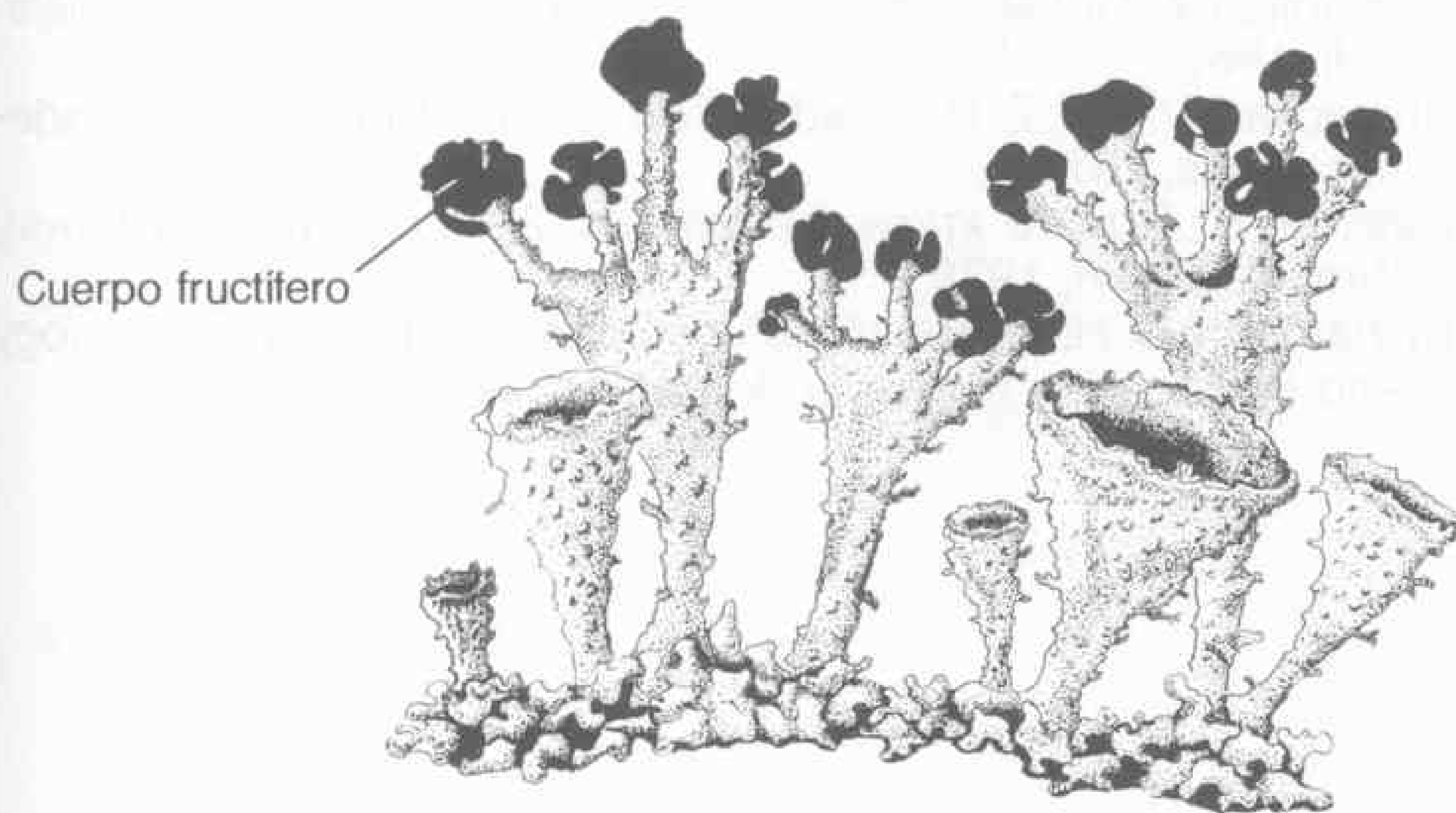





SECCIÓN TRANSVERSAL
DE UN CUERPO FRUCTÍFERO




SECCIÓN TRANSVERSAL
DEL TALO




TALO CON CUERPOS FRUCTÍFEROS





*Cladonia cristatella*, un líquen frecuente en los bosques de Nueva Inglaterra. Barra de referencia = 1 mm. (Fotografía por cortesía de J. G. Schaadt; dibujos de E. Hoffman.)

# Bibliografía


## General

Ainsworth, G. C. y A. S. Sussman (eds.), *The fungi,* Nueva York, Academic Press, 1965-1973.
Brightmann, F. H., *Guía de campo de las plantas sin flores,* Barcelona, Omega, 1977.
Large, E. C., *The advance of the fungi,* Nueva York, Dover, 1962.
Moore-Landecker, E. *Fundamentals of the fungi,* Englewood Cliffs (New Jersey), Prentice-Hall, 1972.

## H-1 Zigomicetes

Alexopoulos, C. J., *Introductory mycology,* 2.ª ed., Nueva York, John Wiley and Sons, 1962.
Moore-Landecker, E:.,, *Fundamentals of the fungi,* Englewood Cliffs (New Jersey), Prentice-Hall, 1972.

## H-2 Ascomicetes

Bold, H. C., *Morphology of plants,* 3.ª ed., Nueva York, Harper & Row, 1973.
Fincham, J. R. S., y P. R. Day, *Fungal genetics,* 2.ª ed., Filadelfia, F. A. Davis, 1965.
Phaff, H. J., M. W. Miller y E. M. Mrak, *The life of yeast,* ed. rev., Cambridge (Massachusetts), Harvard University Press, 1978.

## H-3 Basidiomicetes

Alexopoulos, C. J., *Introductory mycology,* 2.ª ed., Nueva York, John Wiley and Sons, 1962.
Smith, A. H., *The mushroom hunter's field guide,* Ann Arbor, University of Michigan Press, 1963.

## H-4 Deuteromicetes

Alexopoulos, C. J., *Introductory mycology,* 2.ª ed., Nueva York, John Wiley and Sons, 1962.
Barnett, H. L., y B. B. Hunter, *Illustrated genera of imperfect fungi,* 3.ª ed., Minneapolis, Burgess, 1972.

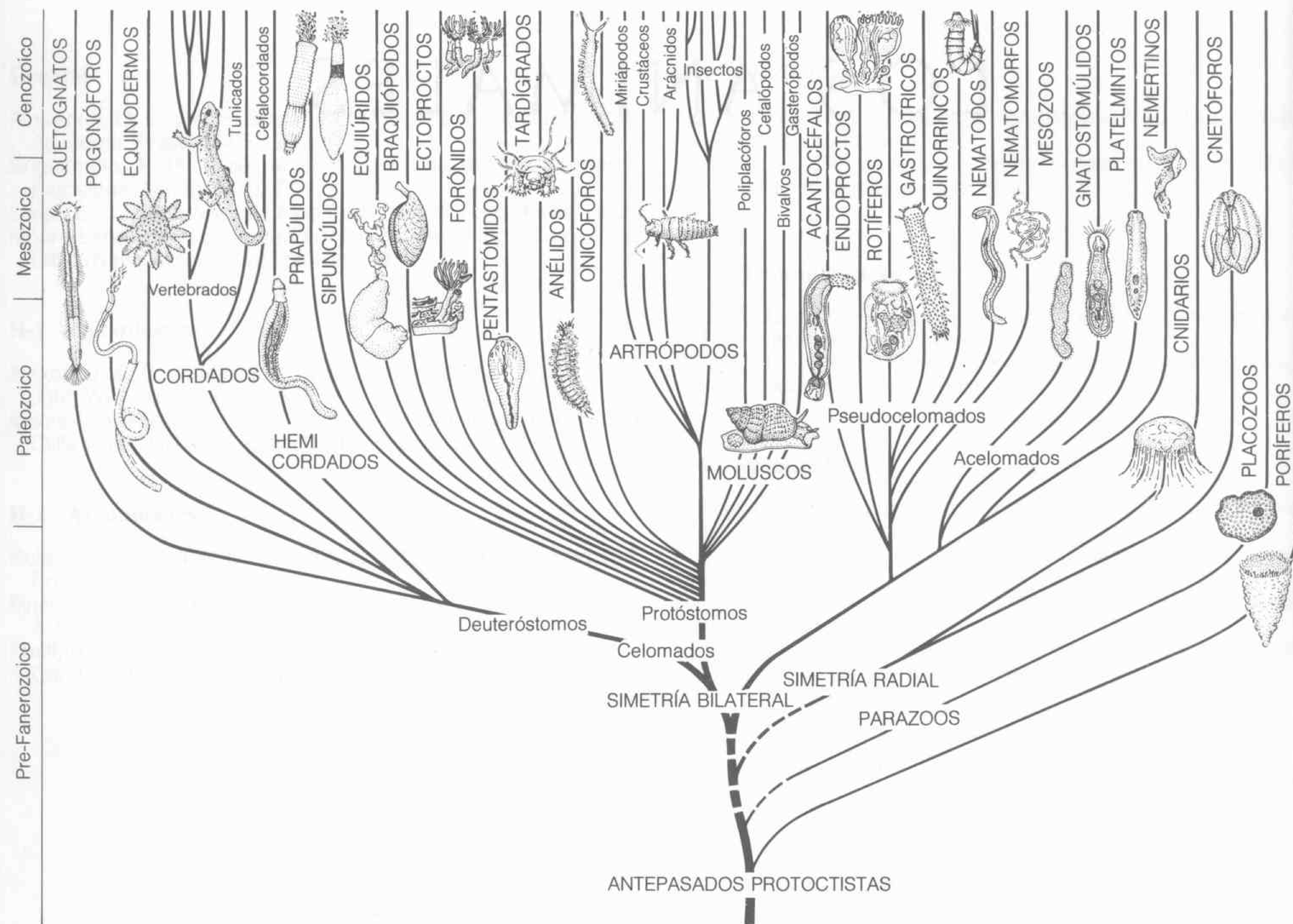
## H-5 Micoficófitos

Ahmadjian V., *Lichen symbiosis,* Waltham (Massachusetts), Blaisdell, 1967.
Ahmadjian, V. y M. E. Hale (eds.), *The lichens,* Nueva York, Academic Press, 1974.
Hale, M. E., *How to know the lichens,* 2.ª ed., Dubuque (Iowa), Wm. C. Brown, 1979.
Richardson, D. H. S., *The vanishing lichens: Their history, biology and importance,* Nueva York, Hafner, 1975.

CAPÍTULO

# 4

# LOS ANIMALES


Cenozoico
Mesozoico
Paleozoico
Pre-Fanerozoico
QUETOGNATOS
POGONÓFOROS
EQUINODERMOS
Vertebrados
Tunicados
Cefalocordados
CORDADOS
HEMI CORDADOS
PRIAPÚLIDOS
SIPUNCÚLIDOS
EQUIÚRIDOS
BRAQUIÓPODOS
ECTOPROCTOS
FORÓNIDOS
PENTASTÓMIDOS
TARDÍGRADOS
ANÉLIDOS
ONICÓFOROS
Miriápodos
Crustáceos
Arácnidos
Insectos
ARTRÓPODOS
Poliplacóforos
Cefalópodos
Bivalvos
Gasterópodos
MOLUSCOS
ACANTOCÉFALOS
ENDOPROCTOS
ROTÍFEROS
GASTROTRICOS
QUINORRINCOS
NEMATODOS
NEMATOMORFOS
Pseudocelomados
MESOZOOS
GNATOSTOMÚLIDOS
PLATELMINTOS
NEMERTINOS
Acelomados
CNIDARIOS
CNETÓFOROS
PLACOZOOS
PORÍFEROS
Deuteróstomos
Protóstomos
Celomados
SIMETRÍA BILATERAL
SIMETRÍA RADIAL
PARAZOOS
ANTEPASADOS PROTOCTISTAS

# LOS ANIMALES

Del latín *anima*, aliento, alma.

EN los tradicionales sistemas clasificatorios en dos reinos, los animales multicelulares se reunían bajo la amplia denominación de *metazoos* para diferenciarlos de los «animales» unicelulares o *protozoos*. En nuestro sistema clasificatorio, los antiguamente llamados protozoos pertenecen al reino de los Protoctistas, y los animales se definirían como organismos multicelulares, heterótrofos y diploides, que se desarrollan por anisogamia (unión de dos gametos haploides diferentes: un óvulo de gran tamaño y un espermatozoide de menor envergadura). El producto de la fertilización del óvulo por el espermatozoide es un zigoto diploide que se desarrolla mediante una secuencia de divisiones celulares mitóticas. El resultado de estas mitosis es la formación de una esfera de células, que primero es sólida y luego se ahueca, formando la *blástula*. Todos los animales (tal como han sido definidos en este libro) se desarrollan a partir de una blástula. En la mayoría de los animales, la blástula se invagina en un momento determinado para constituir una *gástrula*, un saco vacío con una abertura en uno de los extremos. Por efecto de un crecimiento posterior acompañado por un desplazamiento de células, se produce un sistema digestivo hueco, llamado *enteron* en caso de que sólo se abra por uno de los extremos, e *intestino* si ha desarrollado una segunda abertura.

Los detalles de las fases de desarrollo posteriores varían ampliamente entre los diferentes *phyla* pero son bastante constantes dentro de cada *phylum*. Estos detalles embriológicos proporcionan criterios de gran valor para la determinación de las relaciones entre los *phyla*. En muchos de ellos, sólo se conocen los detalles embriológicos de unas pocas especies; en otros, no se conocen ni tan sólo en una de las especies. De todos modos, las características embriológicas no se pueden sintetizar en unas pocas palabras. Por esta razón, no siempre se pueden dar definiciones sucintas y precisas de los *phyla*, y hemos preferido dar unas descripciones más informales.

Aunque la propiedad de la multicelularidad se encuentra en todos los reinos, es en el reino de los Animales donde se ha desarrollado de modo más extensivo (en los animales, las células se hallan interconectadas formando tejidos). La conexión establecida por unas elaboradas junturas (desmosomas, desmosomas tabicados y *gap junctions*) asegura y controla la comunicación y el flujo de materiales entre las células. Estas uniones, y otras muchas aquí no mencionadas, pueden ser observadas con el microscopio electrónico. En reali-

dad, el estudio de las células que componen los tejidos, y de los tejidos que componen determinados órganos, constituye una ciencia por sí misma: la histología.

La mayor parte de los animales se nutre por ingestión; conducen el alimento hacia el interior de sus cuerpos y a continuación, o bien sus células digestivas engloban a las partículas o gótulas mediante procesos como la fagocitosis («comida de las células») o pinocitosis («bebida de las células»), o bien las moléculas alimenticias son absorbidas a través de membranas celulares. A pesar de que determinados comportamientos, como la atracción a la luz, el alejamiento de ciertos compuestos nocivos, la percepción de gases disueltos..., pueden ser detectados en miembros de los cinco reinos, los animales han evolucionado, en este tema también, mucho más que los organismos de los demás reinos. El comportamiento de los mamíferos es quizás el más elaborado.

El reino de los animales es morfológicamente el más diverso. Los animales menores son microscópicos (más pequeños que muchos protistas) y los mayores, en la actualidad, son las ballenas, mamíferos marinos pertenecientes al mismo *phylum* (Cordados) y clase (Mamíferos) que los hombres. Los miembros de muchos *phyla* viven en aguas poco profundas. Sólo en dos *phyla* (Artrópodos, Phylum A-27, y Cordados, Phylum A-32), se encuentran verdaderos habitantes terrestres. Varios *phyla* comprenden especies moradoras del suelo (por ejemplo, las lombrices de tierra) pero estos organismos requieren una humedad constante y, en realidad, dependen de unas condiciones ambientales acuáticas a lo largo de todo su ciclo vital. De hecho, muchos *phyla* animales están formados por gusanos acuáticos de uno u otro tipo. Muchas especies de animales se han extinguido. Estas especies extintas constituyen el cuerpo principal de otra ciencia: la paleontología. En este libro sólo se incluyen las formas vivas.

De todos los organismos que viven sobre la Tierra, sólo los animales han invadido con éxito el medio atmosférico. Existen, ciertamente, representantes de los cinco reinos que pasan parte significativa de su ciclo vital en la atmósfera (por ejemplo, las esporas de las bacterias, de los hongos y de plantas); no obstante, ningún organismo de ningún reino puede pasar todo su ciclo vital en la atmósfera, y sólo pueden volar los animales. La locomoción activa de los

animales a través del aire ha evolucionado independientemente en algunos pocos casos, y en organismos pertenecientes a sólo dos *phyla:* los Artrópodos, en la clase Insectos, y los Cordados, en las clases Aves, Mamíferos (con los murciélagos y el *Homo sapiens*), y Reptiles (con los dinosaurios voladores extinguidos).

Durante muchos años (e incluso en la actualidad), los biólogos han dividido a los animales, protozoos y metazoos conjuntamente, en dos grandes grupos: los invertebrados (aquellos animales que carecen de columna vertebral), y los vertebrados (aquellos con columna vertebral). De hecho, todos los animales, excepto los del *subphylum* Craniados dentro del *phylum* Cordados, pertenecen al grupo de los invertebrados. Esta dicotomía invertebrados/vertebrados refleja ampliamente nuestra perspectiva imparcial como miembros del grupo de los cordados. Nuestros animales de compañía, bestias de carga, animales domésticos productores de alimento, piel o huesos, es decir, los animales de un tamaño más parecido al nuestro y mejor conocidos por nosotros, son miembros de nuestro mismo *phylum.* Ahora nos damos cuenta de que, desde un punto de vista menos centrado en nuestra especie, hay otras características distintas a la columna vertebral que son de importancia fundamental y que reflejan divergencias evolutivas mucho más antiguas.

Los *phyla* animales se describen aquí según una ordenación relacionada con el aumento de complejidad morfológica. Dos *phyla* de animales, distinguidos como el subreino Parazoos, carecen de tejidos organizados en órganos y tienen una forma indefinida. Estos dos *phyla* son los recientemente descubiertos Placozoos (Phylum A-1) y las bien conocidas esponjas (Phylum A-2, Poríferos). Los demás 30 *phyla* que constituyen el subreino Eumetazoos (metazoos verdaderos), tienen sus tejidos organizados en órganos y en sistemas de órganos.

El subreino Eumetazoo se divide en dos ramas. La primera comprende organismos de simetría radial, como los celenterados (Phylum A-3) y ctenóforos (Phylum A-4). Estos animales son planctónicos y se enfrentan, por lo tanto, a un entorno uniforme. Su simetría radial es interna y externa. El resto de los 28 *phyla* muestran, como mínimo internamente, simetría bilateral.

Los *phyla* de simetría bilateral pueden dividirse en tres grupos o *grados:* los que carecen de celoma (Acelomados, del Phylum A-5 al A-8), los que tienen una

cavidad visceral pero carecen de verdadero celoma (Pseudocelomados, del Phylum A-9 al A-15), y aquellos que desarrollan un celoma verdadero (Celomados, del Phylum A-16 al A-32). ¿Qué es el celoma? En todos los animales de mayor complejidad que los celenterados y los ctenóforos, el proceso de gastrulación conduce a la formación de tres capas de tejido. Estas capas, llamadas endodermo, mesodermo y ectodermo (aquí enumeradas de interior a exterior), son las masas de células de las que surgen los sistemas de órganos de los animales. En general, el intestino y otros órganos digestivos se forman a partir del endodermo, los músculos y órganos esqueléticos surgen del mesodermo, y el tejido nervioso y tegumentos externos surgen del ectodermo. En los celomados, los tejidos mesodérmicos se abren para dar lugar a un espacio que se ensancha y forma luego una cavidad visceral en la que se desarrollan y quedan ubicados los órganos digestivos y reproductores, entre otros. Esta cavidad corporal recibe el nombre de celoma. Un pseudoceloma es un espacio interno no desarrollado a partir de una región envuelta por el mesodermo. De acuerdo con la trayectoria de una temprana formación embriológica que recibe el nombre de *blastoporo,* se pueden distinguir dos grupos de animales celomados, agrupaciones que reciben el nombre de *series.* El blastoporo es la invaginación de la blástula, esfera hueca de células en la que se ha transformado el zigoto animal. Esta estructura embriónica se amplía a medida que las células se van dividiendo, crecen y se desplazan de un lado a otro. En los animales de la serie Protóstomos (del Phylum A-16 al A-27), el blastoporo se transforma en la boca del organismo adulto. En la serie Deuteróstomos (del Phylum A-28 al A-32), el blastoporo se transforma en el ano, la desembocadura del intestino, y la boca se forma como una abertura secundaria en el extremo opuesto al ano. Se cree que los antecesores comunes de los cinco *phyla* deuteróstomos son más recientes que los que puedan tener con alguno de los *phyla* protóstomos. Sin embargo, esta divergencia ocurrió probablemente hace más de 680 millones de años, a juzgar por la supuesta presencia de protóstomos y deuteróstomos en la fauna fósil de Ediacara.

Prácticamente todos los biólogos están de acuerdo en que los animales evolucionaron a partir de los protoctistas. No obstante, qué protoctistas, cuándo y en qué tipo de ambiente son preguntas todavía muy discutidas. E. D. Hanson ha reunido una gran cantidad de información sobre la conexión protoctista-

animal, pero admite que, para los Eumetazoos, el problema no ha sido solucionado.* Es muy posible que los Parazoos o, como mínimo, los Poríferos (Phylum A-2) hayan evolucionado a partir de los coanoflagelados (Phylum Pr-8, Zoomastiginos). Esto se deduce por detalles de la estructura fina de las células. Es posible, y en realidad muy probable, que los otros *phyla* de animales, especialmente los metazoos, tuvieran distintos antepasados entre los protoctistas.

---

* E. D. Hanson, *Origin and early evolution of animals,* Middletown, Conneticut, Wesleyan University Press, 1977.

# A-1 Placozoos

*Trichoplax*

Del griego *plakos,* plano; *zoion,* animal.

Este *phylum* contiene una única especie conocida, *Trichoplax adhaerens,* que, como los demás Parazoos, carece de tejidos, órganos y sistemas de órganos. No tiene cabeza ni cola, ni tampoco diferenciación en derecha o izquierda. De cuerpo blando e inconspicuo, es el más simple de los animales. *Trichoplax* tiene el aspecto de una ameba de gran tamaño, casi apreciable a simple vista. En una observación con gran aumento se puede ver que, en realidad, la «ameba» es un animal compuesto por algunos pocos miles de células. Debido a que la mayoría de las células superficiales tienen undulipodios, toda la superficie del animal aparece erizada de cilios.

El cuerpo de *Trichoplax,* de color blanquecino o gris, cambia continuamente de forma, siendo la periferia la región de mayor movilidad. La parte dorsal del animal está compuesta de células aplanadas, que contienen gotas lipídicas y escasos cilios, mientras que la superficie ventral se compone de células de tipo columnar cubiertas por cilios. Entre las capas dorsal y ventral se encuentra una capa intermedia que contiene un fluido portador de algunas células que tienen unos corpúsculos grumosos no identificados. Aunque *Trichoplax* tiene una región ventral y una región dorsal, no se diferencia en cabeza y cola, ni se distingue el lado derecho del izquierdo. El animal se desplaza con su zona ventral hacia abajo y su zona dorsal hacia arriba.

Se conocen comportamientos reproductivos tanto sexuales como asexuales. Los miembros de esta especie se dividen simplemente por «fisión» en dos animales, cada uno de ellos multicelular y con dos capas de células. Los organismos que han sufrido una fragmentación se recuperan rápidamente, regenerándose un animal completo a partir de una porción segmentada. También se ha observado el desarrollo de *Trichoplax* a partir de huevos que probablemente proceden de la capa de células de la región ventral. Cuando la población de animales es muy densa se produce una gran proliferación de huevos. En acuarios que contienen organismos de la especie *Trichoplax adhaerens* se han observado unas células parecidas a espermatozoides, pero no han podido ser capturadas en el acto de la fertilización del huevo. Se ha visto que, en algunos casos, los huevos se cubren por una membrana, lo que ha sido interpretado como una manifestación de la fertilización.

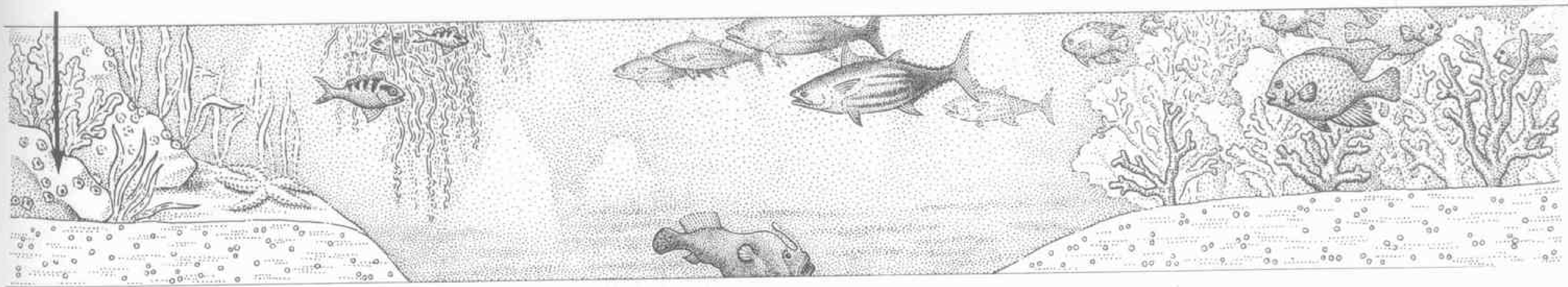
El proceso divisorio del embrión ha podido ser estudiado: de un estado bicelular se pasa a uno con cuatro células, y de éste a uno con ocho células, y así, sucesivamente, hasta que se forma una blástula de células. No obstante, todas las blástulas observadas han interrumpido su crecimiento y, en consecuencia, no se conocen los estados finales de su desarrollo. En el núcleo de sus células hay doce cromosomas. Las células de la capa intermedia tienen doble cantidad de ADN que las células epiteliales, pero este ADN adicional podría pertenecer a bacterias intracelulares. La mejor suposición que se puede hacer es que *Trichoplax* es un animal diploide que se desarrolla a partir de huevos fertilizados por espermatozoides.

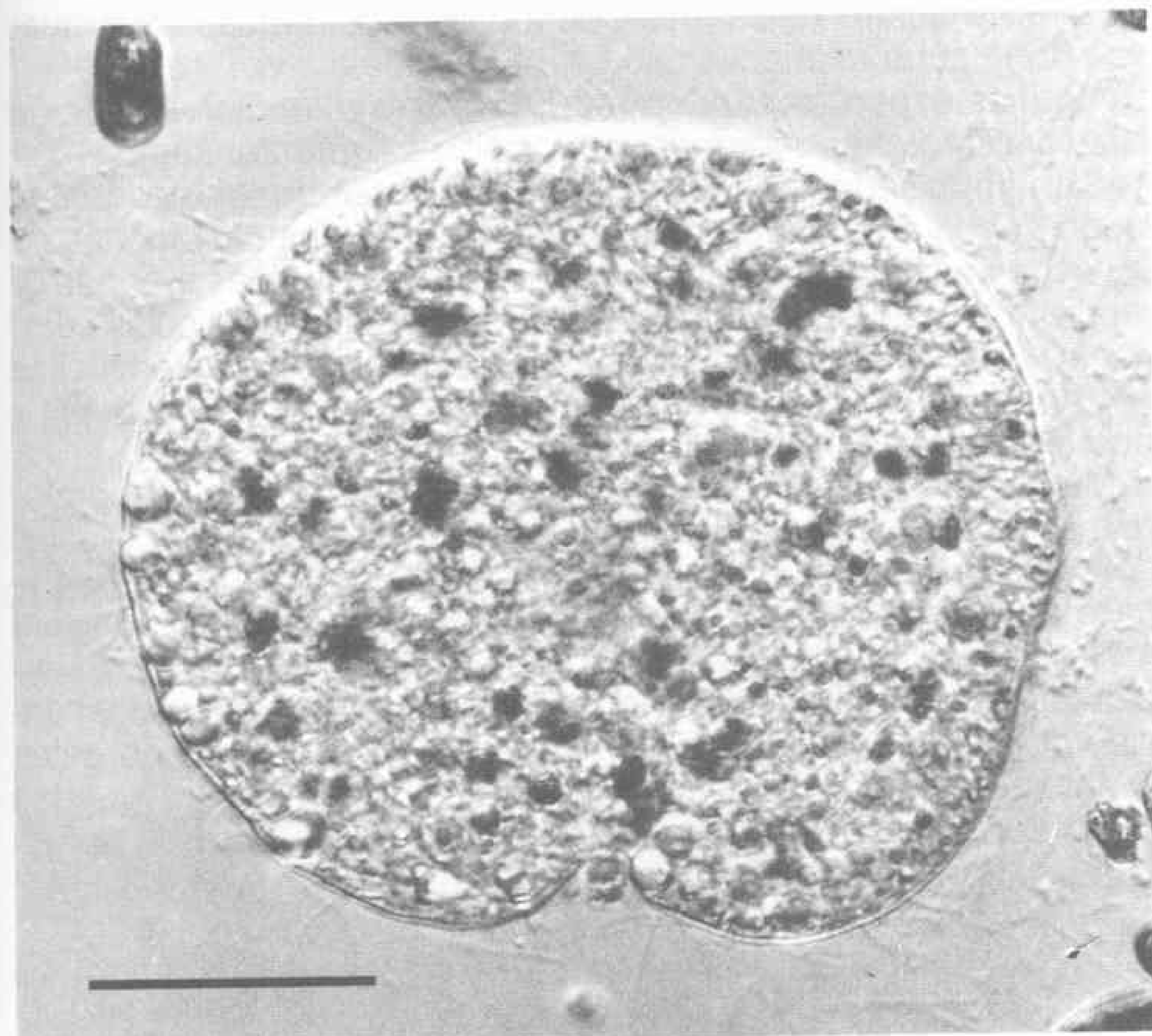
Sólo unos *Trichoplax* muy pequeños (probablemente recién salidos del huevo) pueden nadar. Los adultos de mayor tamaño se arrastran sobre sus undulipodios. No se ha encontrado evidencia de que existan células nerviosas o musculares, aunque se cree que las células fibrosas de la capa intermedia pueden contraer el cuerpo de *Trichoplax.* Su modo de alimentación tampoco está muy claro. Se sabe que no tienen el menor vestigio de boca. Algunas veces, hallándose el organismo próximo a presumibles fuentes alimenticias, como algas o restos orgánicos, se forma una amplia abertura en la región ventral. Es posible que, después de alcanzar el área sobre la que va a alimentarse, *Trichoplax* segregue enzimas hacia esta abertura, formando de este modo un «estómago» temporal, el cual ingeriría el alimento por fagocitosis. Sin embargo, todo ello no es más que una conjetura.

*Trichoplax* es un organismo tan desconocido que no existe un nombre vulgar, ni para él ni para el *phylum* al que pertenece. Se descubrió en 1883 en el acuario marino del Instituto Graz de Austria, pero raramente ha podido ser encontrado, excepto en el caso de búsquedas presididas por zoólogos apasionados. *Trichoplax* se ha encontrado siempre en aguas marinas: en el mar Rojo, en la estación marina de Plymouth, en la costa sur de Inglaterra; en la estación marina de Rosentiel (Miami, Florida), y en las paredes del acuario marino de la Temple University de Filadelfia. Sin lugar a dudas, esta distribución refleja más la distribución de los zoólogos interesados que la de los diminutos organismos.

Una célula de *Trichoplax* tiene muy poco ADN (del orden de $10^{10}$ dalton) lo que se acerca más a la cantidad de un nucleoide bacteriano o de un núcleo de un pequeño protoctista que a la de un núcleo animal. Sus cromosomas son muy pequeños, de 0,6 a 1 μm de longitud, tamaño comparable al de una célula bacteriana, apenas visible como una diminuta mancha a los mayores aumentos que puede proporcionar el microscopio óptico.

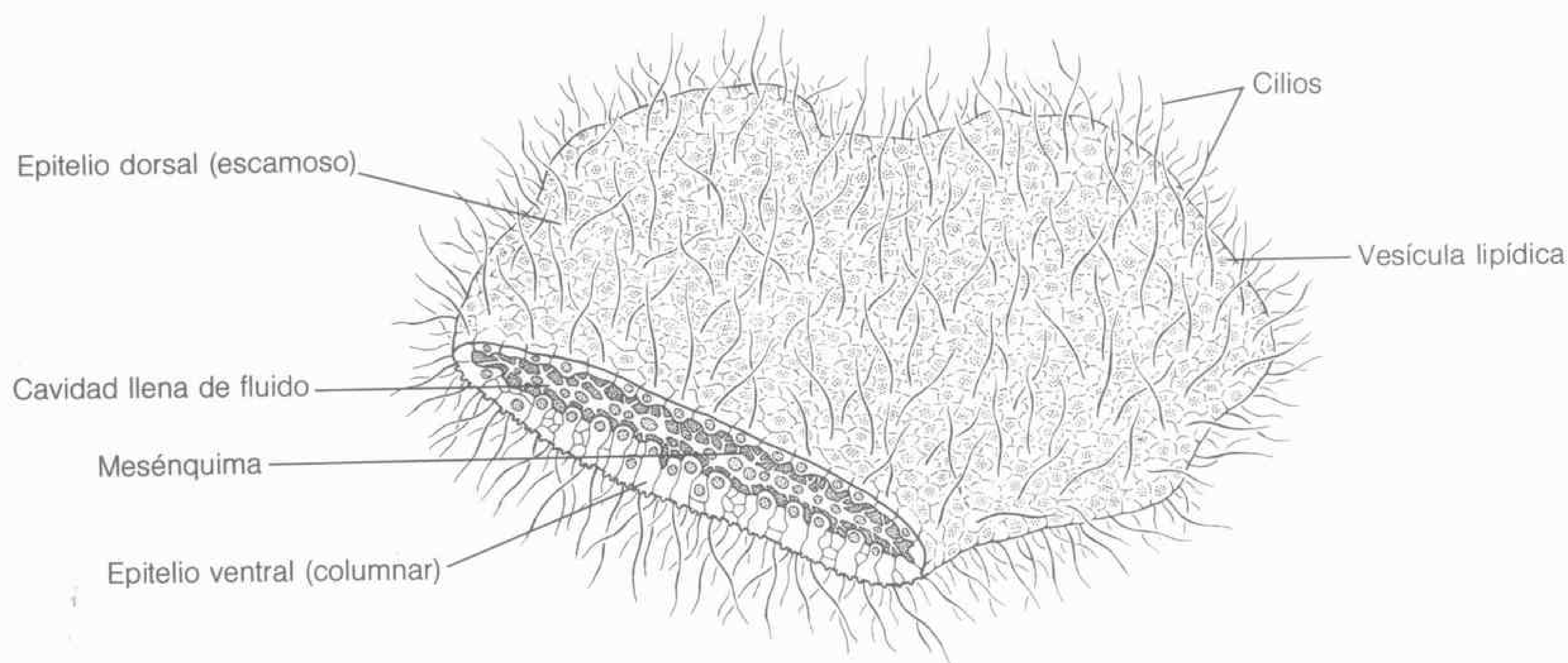
Debido al parecido superficial entre la organización corporal de *Trichoplax* y la de la larva plánula de los celenterados (Phylum A-3, Cnidarios), los placozoos fueron clasificados erróneamente hasta que unos estudios más detallados mostraron que eran organismos adultos de un grupo único y diferente. Los placozoos podrían haber evolucionado a partir de antecesores parecidos a las larvas plánulas de los celenterados pero, debido a que no han dejado ningún registro fósil, y a que todavía se conoce muy poco acerca de estos organismos, es muy difícil asegurarlo.







*Trichoplax adhaerens*, el más simple de los animales, encontrado adherido y desplazándose por las paredes de acuarios marinos. MO, barra de referencia = 0,1 mm. (Fotografía por cortesía de K. Grell; dibujo de L. Meszoly; información de R. Miller.)




VISTA GLOBAL CON CORTE TRANSVERSAL

# A-2 Poríferos

Del latín *porus*, poro; *ferre*, llevar.

***Euplectella***
***Gelliodes***
***Grantia***
***Halisarca***
***Leucosolenia***
***Microciona***
***Scolymastra***
***Spongia***
***Spongilla***
***Stromatospongia***

---

Los poríferos o esponjas reciben su nombre de los miles de poros que atraviesan sus cuerpos. Todas las especies tienen estos agujeros, muchos de los cuales están abiertos a canales por los que fluye el agua. Al igual que los placozoos (Phylum A-1), las esponjas carecen de simetría. Pertenecen al subreino Parazoos por su carencia de tejidos y órganos. Todas las especies son acuáticas. Se conocen cerca de 10 000 especies, de las que sólo 150 son de agua dulce. Pueden adquirir formas fantásticas (tubulares, abanicadas, formando copas o incrustaciones) y sus tamaños varían desde los pocos milímetros de ancho hasta más de un metro de altura (como es el caso de *Scolymastra joubini,* una esponja del Antártico).

Las esponjas se componen de dos capas de células, entre las que se halla una capa gelatinosa, el mesénquima, que contiene células ameboides y espículas (agujas esqueléticas) o fibras. Aunque las capas celulares interior y exterior contienen algunas células especializadas, el cuerpo de las esponjas carece de la coordinación y coherencia típicas de los metazoos verdaderos. Casi todas las especies son sésiles y permanecen siempre fijas al sustrato. El grado de turbulencia del agua y el espacio disponible son factores que influyen sobre su forma y tamaño. A veces, cuando las esponjas recubren troncos o rocas, tienen un aspecto tan indeterminado que apenas se reconocen como animales.

Las esponjas carecen de boca, intestinos y órganos de circulación y respiración. El oxígeno se difunde a través de sus paredes corporales. El alimento es filtrado de las copiosas cantidades de agua que discurren por sus cuerpos. Cerca del 20 % de su alimento es plancton, por ejemplo algas dinoflageladas (Phylum Pr-2) y el 80 % restante consiste en partículas orgánicas detríticas. Los coanocitos, células distintivas portadoras de un collar circular y provistas de activos undulipodios, establecen un movimiento de agua hacia el interior de los poros y a lo largo de unos canales inhalantes. Algunas partículas son primeramente retenidas por los collares circulares, mientras que otras son ingeridas directamente por unas células fagocitóticas que recubren los canales. Las partículas de desecho y los fluidos pueden difundirse al exterior de la esponja directamente a través de su pared o salir a través de una única gran abertura llamada ósculo.

La mayoría de las esponjas son hermafroditas: los individuos maduros son portadores de óvulos y de espermatozoides. En algunas especies los sexos están separados. Las células que flotan en el mesénquima interior se diferencian en óvulos y espermatozoides. Nubes de espermatozoides son expulsadas al exterior a través de la abertura excurrente (ósculo). Los espermatozoides pueden penetrar en otra esponja juntamente con el alimento y agua. Gracias al transporte mediador de unas células ameboides, los espermatozoides pueden llegar hasta los óvulos, que permanecen en el mesénquima; allí ocurre la fertilización y se desarrolla el zigoto. Los zigotos se transforman en larvas ciliadas multicelulares, de vida libre. Algunas esponjas liberan sus larvas al agua, mientras que otras las retienen por algún tiempo. Las larvas se transforman en esponjas adultas mediante un giro de dentro hacia fuera, con lo que los undulipodios quedan en la zona interior.

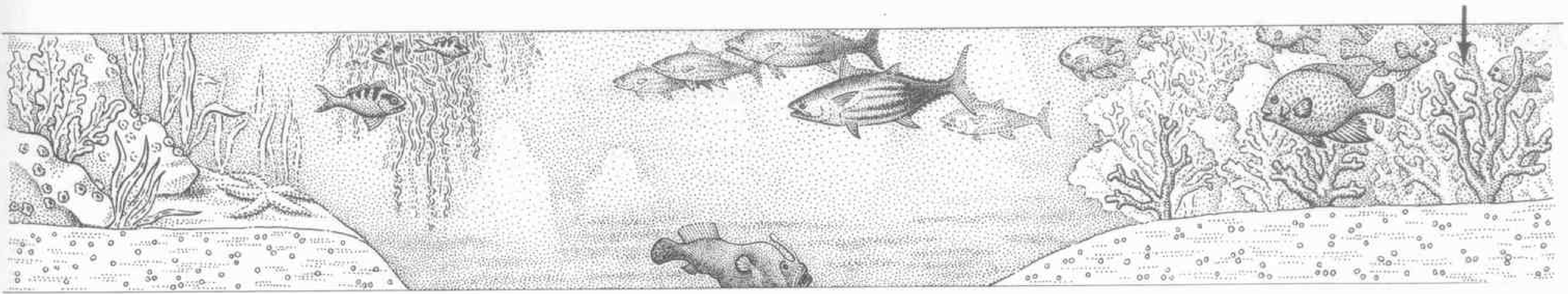
Algunas especies pueden reproducirse sin la intervención de la sexualidad: se pueden separar varios fragmentos que se dispersan impulsados por las corrientes: estos fragmentos pueden luego seguir creciendo como esponjas individuales. Muchas de las esponjas dulceacuícolas y también algunas de las marinas se reproducen asexualmente por medio de gémulas, partículas compuestas por células ameboides cargadas de nutrientes envueltas por una capa de células epiteliales. Las gémulas se dispersan y pueden crecer para formar nuevas esponjas.

Muchas esponjas tienen simbiontes algales que les proporcionan alimento, y probablemente también oxígeno, extraen los desechos y filtran la luz solar. Las algas pueden ser cianobacterias (Phylum M-7), rodofitas (Phylum Pr-13), clorofitas (Phylum Pr-15) o feofitas (Phylum Pr-12). En algunas especies los simbiontes se transmiten desde los individuos adultos a sus descendientes adhiriéndose a las gémulas. Por la presencia de estos simbiontes algales y de sus pigmentos, las esponjas pueden presentar una variada coloración: pueden ser blancas, rojas, anaranjadas, amarillas, verdes, azules, marrones o de color púrpura. Algunas, incluso, son bioluminiscentes.

Hay cuatro clases en este *phylum*. La clase Calcáreas, o de las esponjas calcáreas, se compone de organismos que tienen espículas de carbonato cálcico cristalizado como calcita. Las esponjas de las otras clases tienen espículas silícicas, fabricadas a partir de sílice opalina. El $SiO_2$ es extraído del agua marina, concentrado y luego depositado según delicados dibujos en el interior de unas células especiales. Los detalles del proceso de la formación de espículas son aún desconocidos. La clase Desmosponjas tiene un retículo esquelético formado por un material orgánico llamado espongina, un tipo de proteína relacionado con la queratina, la proteína de los cabellos y las uñas. En algunas especies, este retículo también puede contener espículas silícicas. Los miembros de la clase Esclerosponjas tienen también un retículo de espongina que contiene carbonato cálcico en su forma de aragonito. Algunas especies contienen asimismo espículas silícicas. Las espículas silícicas de las esponjas de la clase Hexactinélidas tienen seis radios dispuestos según tres ejes formando ángulos de 90° entre ellos.

No se conocen especies parásitas. Raras veces son depredadas por otros animales. Al parecer, las espículas de las esponjas tienen un gusto repugnante y alejan a los depredadores, con la excepción de los caracoles y nudibranquios (Phylum A-19), algunas estrellas de mar (Phylum A-29) y algunos peces (Phylum A-32). Esponjas maltrechas o rotas muestran un gran poder de regeneración.

Las esponjas más antiguas según el registro fósil datan de hace unos 550 millones de años, es decir, del período Cámbrico. Según parece, las esponjas forman un grupo muy unitario no

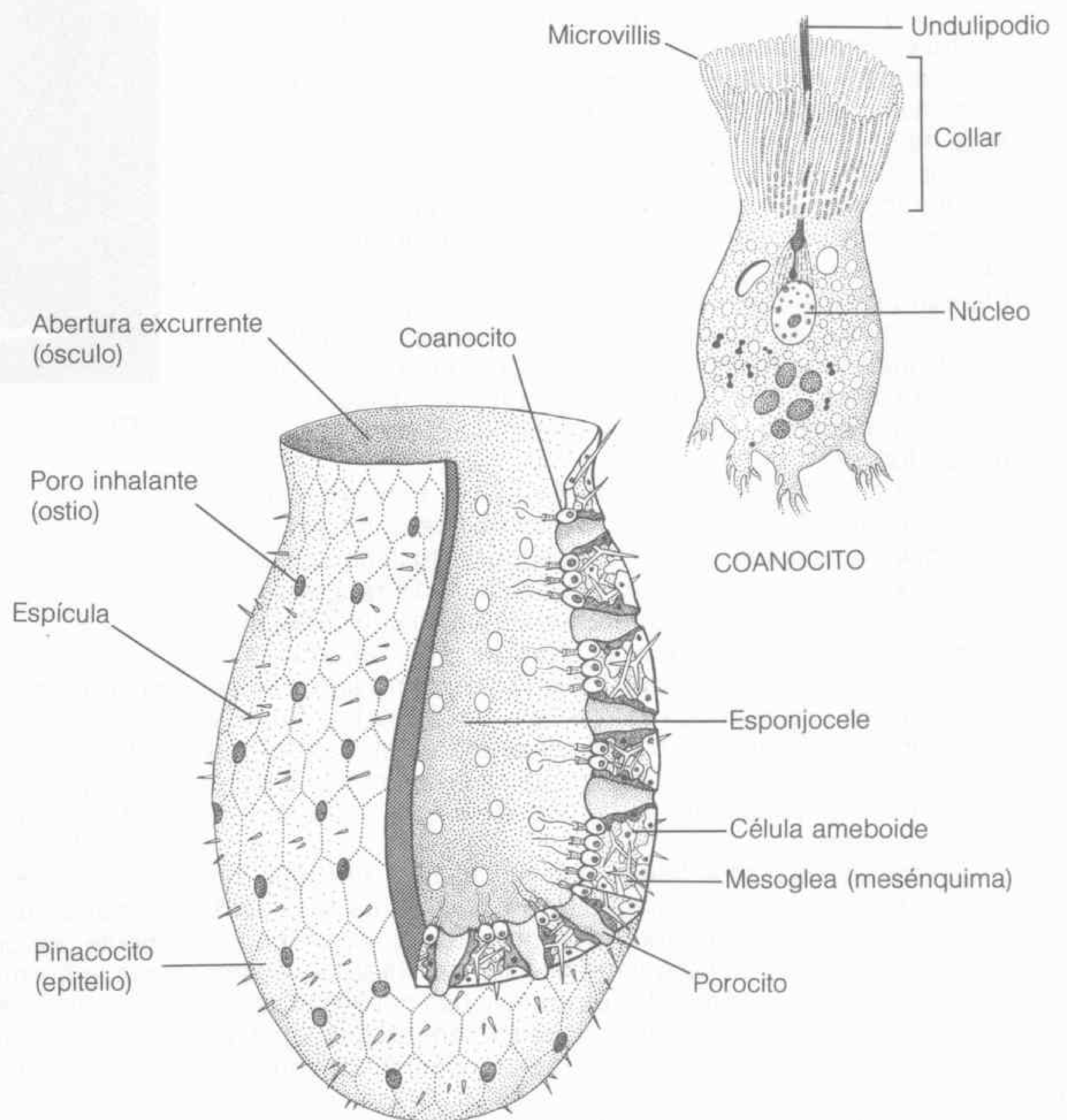


relacionado evolutivamente con ningún grupo de metazoos. Son los animales más fáciles de relacionar con sus antepasados protoctistas, los coanoflagelados coloniales más avanzados (del Phylum Pr-8, Zoomastiginos). Esto se deduce de la gran similitud morfológica entre los coanocitos de las esponjas y los coanoflagelados y craspedomonadinos de vida libre.

*Gelliodes digitalis,* una de las esponjas más simples mostrada aquí en su hábitat marino. Tiene una única abertura excurrente, u ósculo, en la parte superior. Barra de referencia = 10 cm. (Fotografía por cortesía de W. Sacco; dibujo de L. Meszoly; información de W. Hartman.)







# A-3 Cnidarios

## (Celenterados)

Del griego *knide,* ortiga; *koilos,* vacío; *enteron,* intestino.

*Antipathes*
*Atolla*
*Branchioceranthus*
*Corallium*
*Craspedacusta*
*Cyanea*
*Haliclystus*
*Heliopora*
*Hydra*
*Metridium*
*Millepora*
*Obelia*
*Physalia*
*Renilla*
*Tubipora*
*Tubularia*
*Velella*

Casi todos los celenterados son marinos. Los celenterados son animales con simetría radial, la más simple expresión de simetría entre los metazoos verdaderos. Forman tejidos y órganos. Sobre los tentáculos se encuentran unas células urticantes llamadas nematocistos. Los tentáculos generalmente se disponen formando un anillo alrededor de la boca del animal. Los nematocistos expulsan sus sustancias urticantes cuando unos undulipodios, también muy abundantes sobre la superficie de los tentáculos, son estimulados física o químicamente.

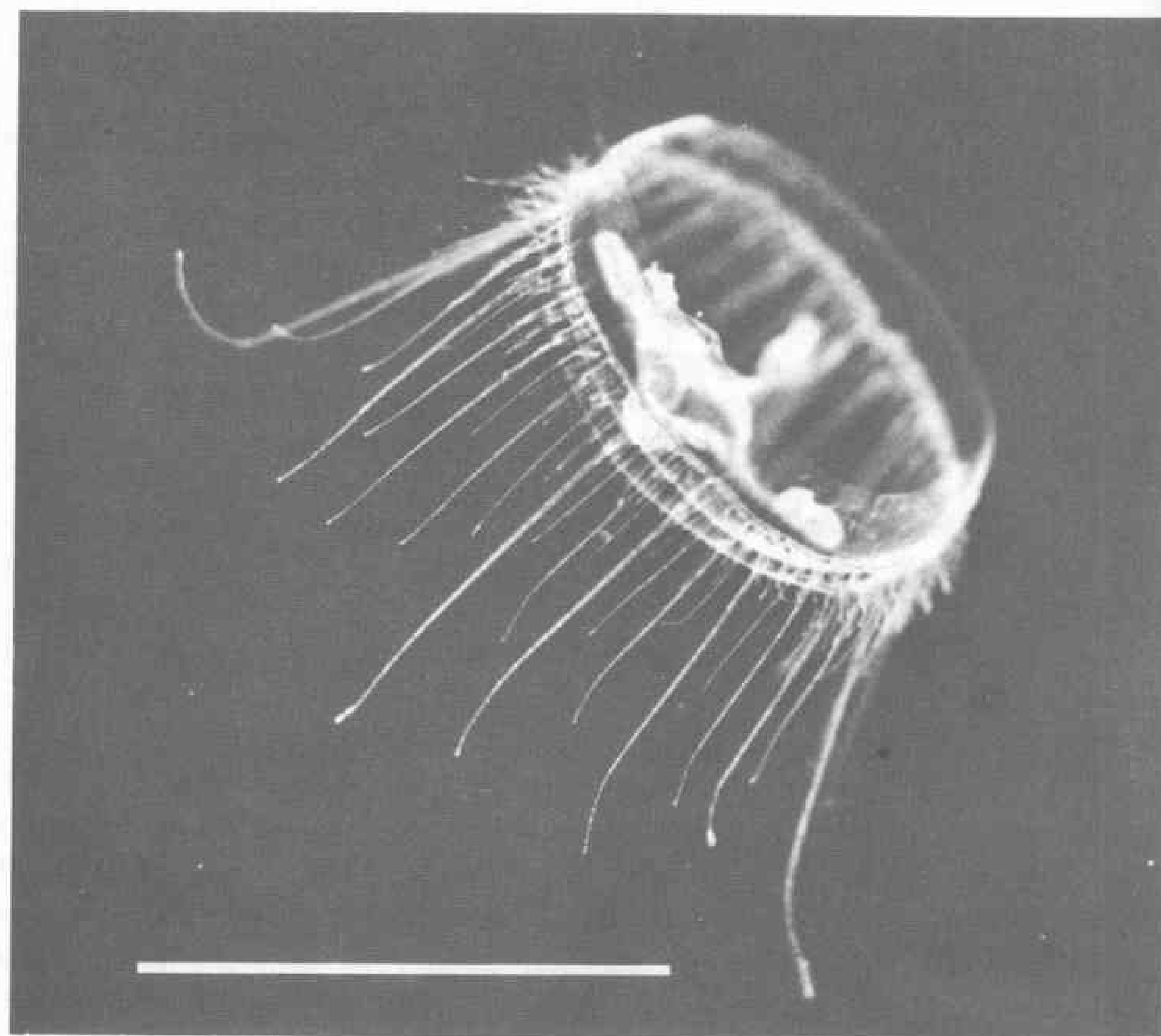
Se encuentran bajo dos formas principales: la de pólipo y la de medusa. Los pólipos son animales cilíndricos. Algunos son sésiles y están fijos sobre el sustrato. Otros se mueven por deslizamiento o a grandes saltos. Su boca, rodeada de tentáculos, se encuentra en la parte apical. Las medusas tienen forma de paraguas o cúbica, y normalmente son de vida libre. Los tentáculos de las medusas recuerdan los serpenteantes mechones de cabello de la mítica Medusa, ya que la medusa está encarada hacia abajo y los tentáculos flotan por sus costados. Algunas especies de celenterados se encuentran siempre en forma de pólipo, otros en cambio son siempre medusas, y otros alternan entre las dos formas.

El tamaño de los celenterados varía entre el de unos pólipos microscópicos y el de *Branchiceranthus,* un pólipo hidrozoo que puede alcanzar dos metros de longitud. La medusa *Cyanea,* la mayor entre ellas, tiene una anchura superior a 3,6 m y sus tentáculos son todavía más largos, pudiendo superar los treinta metros de longitud.

Todos los celenterados son carnívoros. No persiguen a sus presas sino que las capturan por contacto, liberando entonces las sustancias urticantes. Atacan a gusanos, crustáceos, peces, ctenóforos y diatomeas y otros protoctistas. A diferencia de las esponjas (Phylum A-2), los celenterados tienen una única cavidad visceral, la cavidad gastrovascular, que se abre al exterior a través de la boca. Esta abertura también sirve como ano, puesto que por ella se expulsan las sustancias de desecho. No hay vasos sanguíneos. Entre la capa celular externa (ectodermo) y la capa interna (gastrodermis o endodermo) se encuentra una capa de consistencia gelatinosa llamada mesoglea. Esta capa contiene células sueltas.

Aunque los celenterados tienen una reticulación nerviosa, no poseen un sistema nervioso centralizado. Sus fibras nerviosas no están recubiertas por membranas o por otras células. Son los únicos organismos del reino animal que tienen fibras nerviosas totalmente desnudas. Algunas de sus conexiones nerviosas transmiten los impulsos en ambas direcciones, mientras que otras, al igual que en los animales superiores, los transmiten en una sola dirección.

En los celenterados se encuentran tres tipos de estructuras rígidas o endurecidas: la propia cavidad intestinal, endurecida por la presión de líquido; la mesoglea; y en el caso de los pólipos, el exosqueleto, formado por carbonatos o sustancias de tipo córneo.

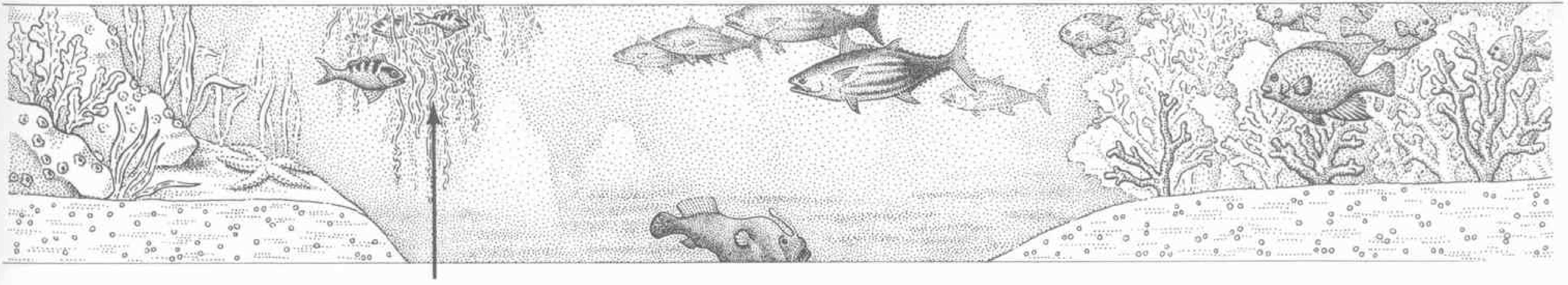




**A** *Craspedocusta sowerbii,* la medusa de un celenterado de agua dulce. Esta especie fue descrita por primera vez en ejemplares obtenidos del estanque de nenúfares de Regent Park, Londres. Barra de referencia = 10 mm. (Cortesía de C. M. Flaten y C. F. Lytle.)

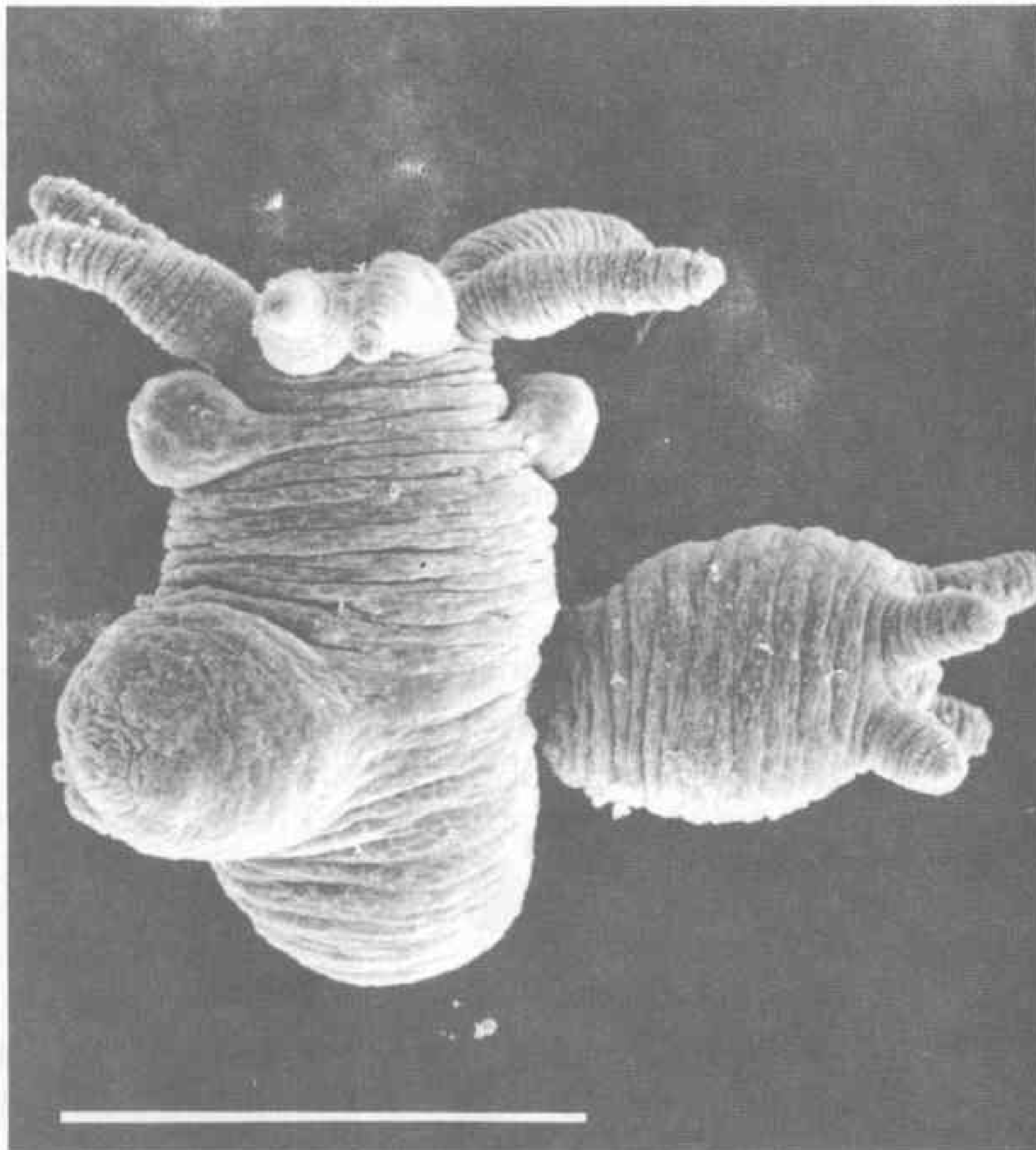
Las tres clases principales de celenterados son: clase Hidrozoos (con las hidras), clase Escifozoos (las medusas) y clase Antozoos (la mayoría de los corales y anémonas de mar).

Los hidrozoos, de los que hay unas 3100 especies, incluyen las hidras de agua dulce, los hidroideos coloniales y algunos corales llamados hidrocoralarios. Los hidrozoos se reproducen normalmente por gemación asexual: los pólipos producen unas gemas con la misma constitución que sus padres. La medusa mostrada en la fotografía, *Craspedocusta,* puede ser producida asexualmente por un diminuto pólipo solitario. Los hidrozoos también pueden tener reproducción sexual: la medusa *Craspedocusta* produce óvulos y espermatozoides. El zigoto formado por la fertilización del óvulo se convierte en una larva de vida libre, ciliada, nadadora y sin boca, llamada larva plánula. Estas larvas se convierten luego en pólipos.

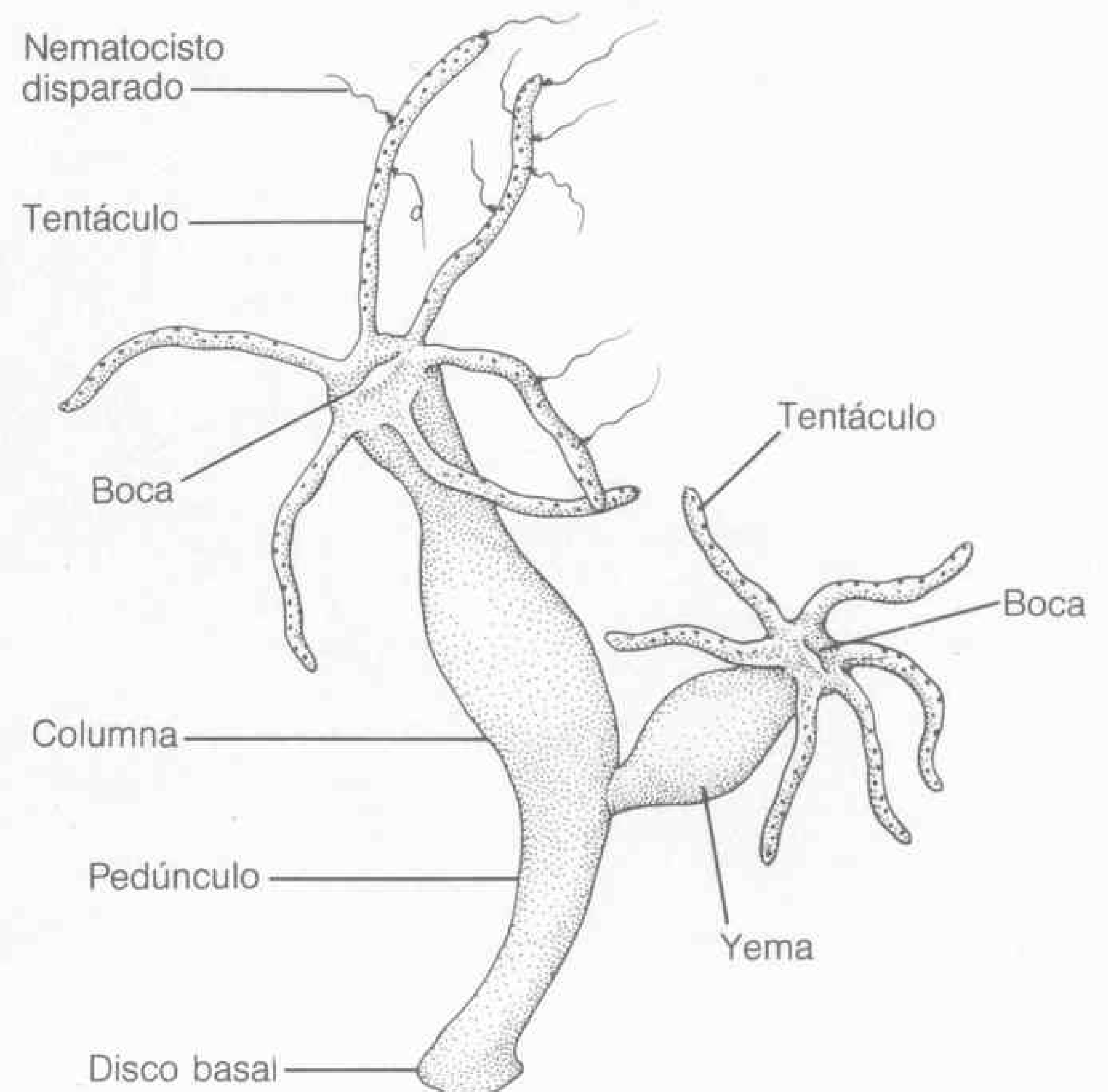


Medusa adulta
(♂ o ♀)
Estómago
Mesoglea
Nematocistos
Gónada
Canal radial
Velo
Tentáculos
Medusa inmadura
Gameto (óvulo o espermatozoide)
Manubrio
Boca
Blástula
Larva plánula
CICLO SEXUAL
Yema
Pólipo
Colonia
Pólipo
Yema
CICLO ASEXUAL
Larva asexual

**B** El ciclo vital de *Craspedocusta sowerbii.* (Dibujo de L. Meszoly; información de C. F. Lytle.)



**C** Un ejemplar de *Hydra viridis* sexualmente maduro. Se pueden observar los tentáculos en la parte superior, dos glándulas espermáticas justo debajo de ellos, un gran ovario a la izquierda y una yema asexual a la derecha, en el ejemplar fotografiado. *H. viridis* tiene normalmente una longitud de 3 mm, pero en este caso el animal se encogió hasta medir 1 mm al ser preparado para la fotografía. MEB, barra de referencia = 1 mm:

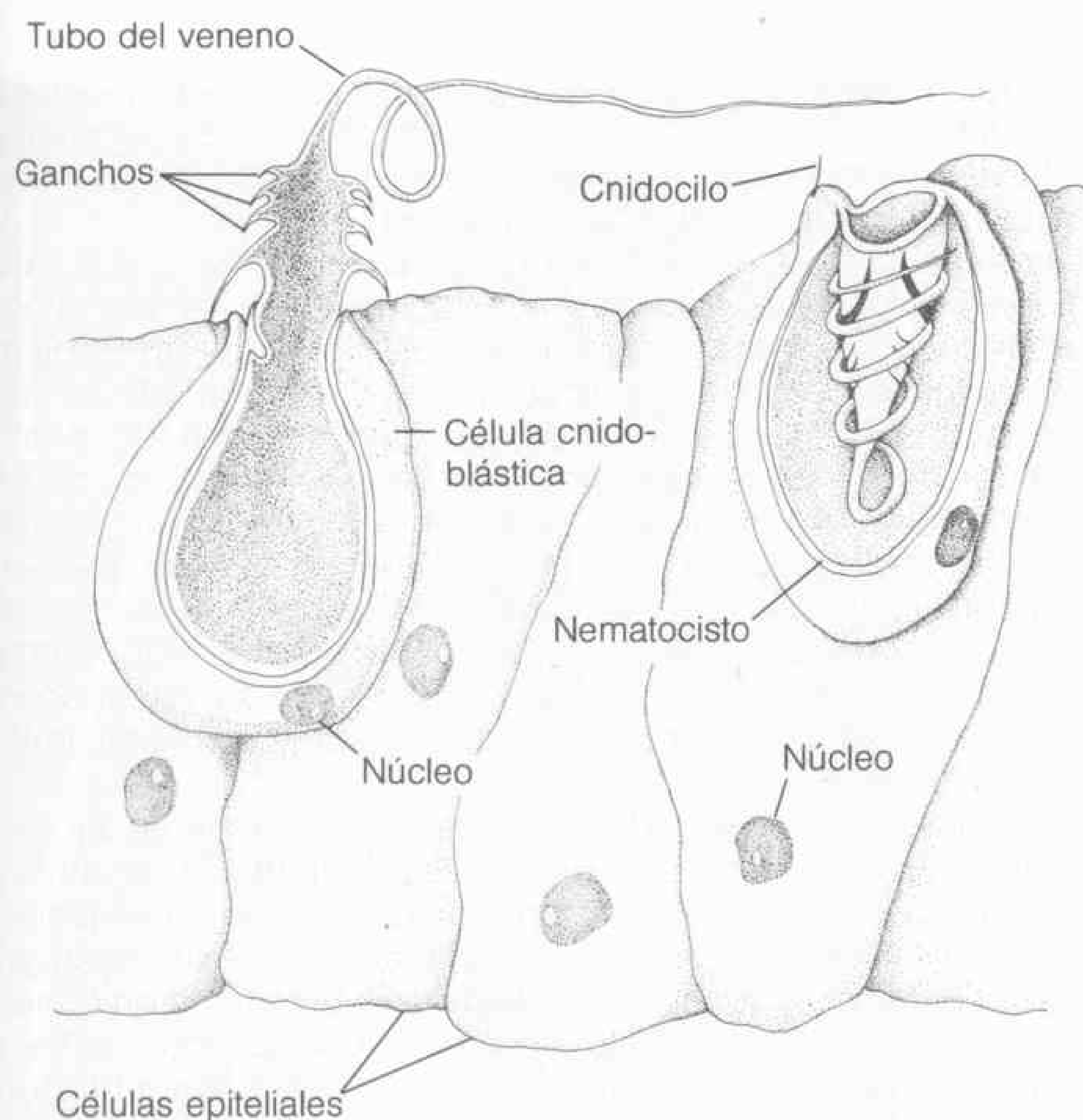



**D** Vista global de una *Hydra,* que según la especie puede medir de 0,5 a 10 mm de longitud.

Hay unas 200 especies de escifozoos, la mayoría de ellas medusas de vida libre. Después de la fertilización, estas medusas se transforman en larvas plánulas que luego pasan a pólipos. Los pólipos pueden producir por gemación, durante años, medusas femeninas y medusas masculinas. Las larvas plánulas de algunos escifozoos de mar abierto se convierten directamente en medusas, pasando por alto la fase de pólipo.

Los antozoos comprenden las anémonas de mar, las plumas de mar, las gorgonias, los corales verdaderos y los corales blandos. Hay unas 6200 especies de antozoos. Todos ellos son animales solitarios o coloniales que viven en el mar. Algunas especies son hermafroditas, mientras que otras tienen los sexos separados. Los óvulos fertilizados de los antozoos se convierten normalmente en larvas plánulas que sedimentan, se fijan al sustrato y se transforman en pólipos. Los antozoos no se encuentran nunca en forma de medusa. Muchas anémonas son vivíparas: los pólipos sexualmente maduros «dan a luz» a unos descendientes bien desarrollados. Las anémonas pueden también reproducirse asexualmente dividiéndose longitudinalmente en dos.

Casi todos los corales de aguas poco profundas, las anémonas de mar y muchas medusas albergan en el interior de sus células a dinoflagelados (Phylum Pr-2) fotosintéticos. Muchas hidras de agua dulce contienen algas clorófitas (Phylum Pr-15) simbiontes. Aunque la mayoría de los celenterados pueden vivir sin sus simbiontes fotosintéticos, si los tienen y además están bien iluminados, crecen mucho mejor. Asimismo, la formación de esqueleto es más activa en los celenterados que tienen simbiontes que en los que carecen de ellos. Los simbiontes proporcio-




**E** Nematocistos disparados y sin disparar. Los nematocistos no disparados tienen unos 100 µm de longitud. (Dibujo de L. M. Reeves.)

nan oxígeno, extraen el dióxido de carbono y suministran alimento en aguas pobres en nutrientes.

Los arrecifes coralinos son crestas calcáreas submarinas cercanas a la superficie de los océanos. Normalmente se forman por la acción secretora combinada de diferentes especies de celenterados y de otros organismos precipitadores de carbonato, como los clorófitos (*Halimeda, Penicillus* y *Acetabularia,* Phylum Pr-15) y rodófitos (*Lithothamnion,* Phylum Pr-13). Estas algas marinas también producen incrustaciones y protegen a los arrecifes de la acción destructora de las olas. Los arrecifes coralinos se hallan restringidos a las aguas poco profundas de los mares templados. En los arrecifes del Atlántico predominan los corales blandos, mientras que en los del Pacífico son más frecuentes los corales duros. A profundidades superiores a los 60 metros, los corales son incapaces de vivir y formar arrecifes puesto que la función fotosintética de sus simbiontes se ve muy limitada con la disminución de la luz. Los corales que no tienen algas pueden vivir hasta profundidades de 80 m.

Los arrecifes avanzan sobre los mares. A medida que van creciendo, producen cambios en el sistema de acción de las olas y en la turbulencia. Los arrecifes coralinos han producido abundante superficie emergida, por ejemplo, las islas Bermudas, las Bahamas o las Fiji. Los arrecifes constituyen un refugio natural para centenares de especies de peces, invertebrados y protoctistas. Los esqueletos calizos internos del coral negro *Antiphathes,* del coral azul *Heliopora* y del coral rojo *Corallium,* ya buscado en tiempos anteriores a la civilización romana, son muy apreciados para la realización de joyas y de otros objetos decorativos.

Los celenterados se encuentran entre los metazoos más antiguos del registro fósil. Se supone que *Ediacara,* un famoso fósil de hace unos 700 millones de años aparecido en Australia del Sur en forma de una huella sobre arenisca, es un hidrozoo. Fósiles de escifozoos, hidrozoos y medusas han sido encontrados en rocas del Cámbrico, datadas de hace unos 500 millones de años. Desde el Ordovícico hasta el Devónico (de hace unos 500 millones de años a unos 430 millones de años) se encuentran abundantes corales fósiles.

Aunque los celenterados y los ctenóforos (Phylum A-4) difieren en la morfología de sus tentáculos y en sus modelos de desarrollo, se cree que estos dos grupos de organismos derivan de una misma línea evolutiva. Tienen en común características tales como su simetría radial, los nematocistos (en una sola especie de ctenóforo) y la mesoglea. No se conoce ningún otro *phylum* de animales que haya derivado de ellos.

# A-4 Ctenóforos

Del griego *kteis*, peine; *pherein*, llevar.

*Beroe*
*Bolinopsis*
*Cestum*
*Coeloplana*
*Ctenoplana*
*Euchlora*
*Lampea* (= *Gastrodes*)
*Mertensia*
*Mnemiopsis*
*Pleurobrachia*
*Tjalfiella*
*Velamen*

---

El nombre de los ctenóforos deriva de unas placas, parecidas a diminutos peines, que forman unas hileras ciliadas externas. En cada placa ciliar, los cilios están unidos por sus bases. Las placas ciliares se alinean formando unas bandas que, en número de ocho, se extienden por toda la superficie del ctenóforo. El movimiento sincronizado de todos los cilios impulsa al animal a través del mar, con el extremo bucal hacia adelante.

Se han descrito unas 90 especies de ctenóforos, la mayoría de los cuales tiene dos tentáculos retráctiles dispuestos según un plano de simetría bilateral, aunque las bandas de placas ciliares tengan una simetría radial. Estos tentáculos son mucho más largos que sus cuerpos (20 veces mayores) y se extienden tomando un aspecto parecido al de unas redes de pescar bellamente contorneadas. Los tentáculos atrapan a las presas pero no tienen una función locomotora.

El cuerpo de los ctenóforos es flexible y móvil y tiene la consistencia de una gelatina envuelta por una membrana. La mayoría de ellos son pelágicos y resultan arrastrados y transportados por las corrientes oceánicas. Los ctenóforos difieren de todos los demás animales macroscópicos en que conservan los cilios como órganos de locomoción durante toda su vida. Todas sus superficies, internas o externas, son ciliadas. Algunos ctenóforos, por ejemplo *Ctenoplana*, de Sumatra, Nueva Guinea y Papuasia, y *Coeloplana*, del Japón, Florida, y el mar Rojo, avanzan arrastrándose, en lugar de nadar suavemente moviendo sus bandas ciliadas. *Cestum veneris*, el cinturón de Venus, se desplaza por el agua con un movimiento ondulante producido por la contracción muscular de su acintado cuerpo.

Algunos ctenóforos viven a varios miles de metros de profundidad. Todos llevan unas vidas muy solitarias, pero las mareas y las corrientes pueden congregarlos para formar masas muy densas. Junto con los celenterados son los responsables de la formación, durante algunas noches, de unas manchas luminosas en los océanos. Algunos ctenóforos tropicales tienen delicadas coloraciones: rosa, amarillo, violeta o pardo, atribuidas a sus simbiontes algales. Algunas veces se encuentran varias especies de ctenóforos arrojadas en las playas o atrapadas en las redes de arrastre de los pescadores, donde pronto mueren. *Lampea pancerina (=Gastrodes parasiticum)* es el único ctenóforo parásito descrito hasta el momento. Reside en la cavidad del manto del tunicado flotador *Salpa* (Phylum A-32).

Al igual que los celenterados, el sistema nervioso de los ctenóforos es una red difusa. Los ctenóforos carecen de órganos especiales respiratorios, circulatorios o excretores, dejando aparte dos pequeños poros anales. Un órgano aboral sensitivo actúa a modo de estatocisto, determinando la orientación del animal. Una inclinación del animal provoca el desplazamiento de varios centenares de partículas calcáreas, de tamaños comprendidos entre 5 µm y 10 µm, hacia uno de los cuatro grupos de cilios en forma de S que sostienen a las partículas como en un resorte. Este estímulo es transmitido por un surco ciliado a su correspondiente banda de placas ciliares, la cual responde con una serie de movimientos que restauran la posición vertical.

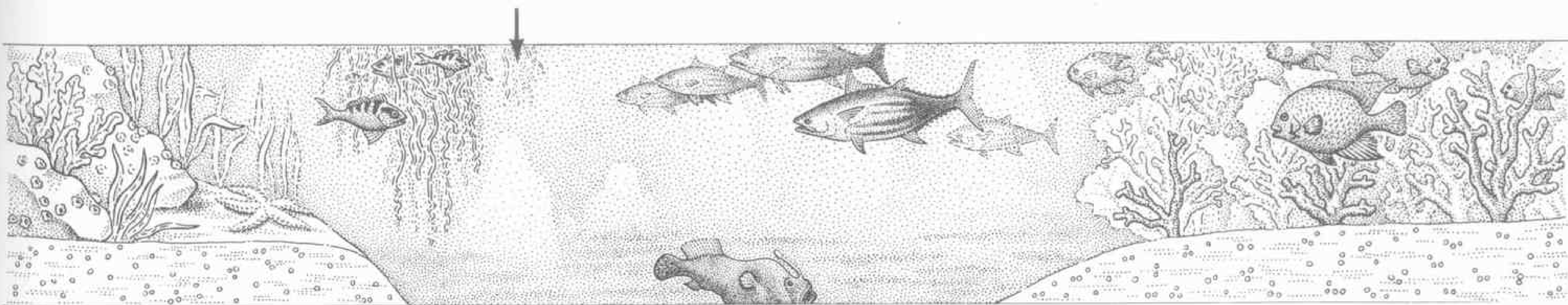
Los tentáculos están tachonados de unas células especiales, llamadas coloblastos. Gracias a estas células, los ctenóforos pueden capturar peces vivos, crustáceos y otros organismos del zooplancton. La cabeza pegajosa de la célula coloblástica está unida a dos filamentos, uno de los cuales forma un espiral alrededor del otro y actúa como muelle o resorte. Este diseño impide la huida de las presas rebeldes. Los ctenóforos se frotan luego los tentáculos en sus bocas para recoger el alimento capturado. Toda clase de alimento (larvas vivas, huevos, pequeños peces incluyendo algunos económicamente importantes, quetognatos [Phylum A-30], copépodos, etc.) es transportado hacia la cavidad digestiva por medio de cilios y de una sustancia mucilaginosa.

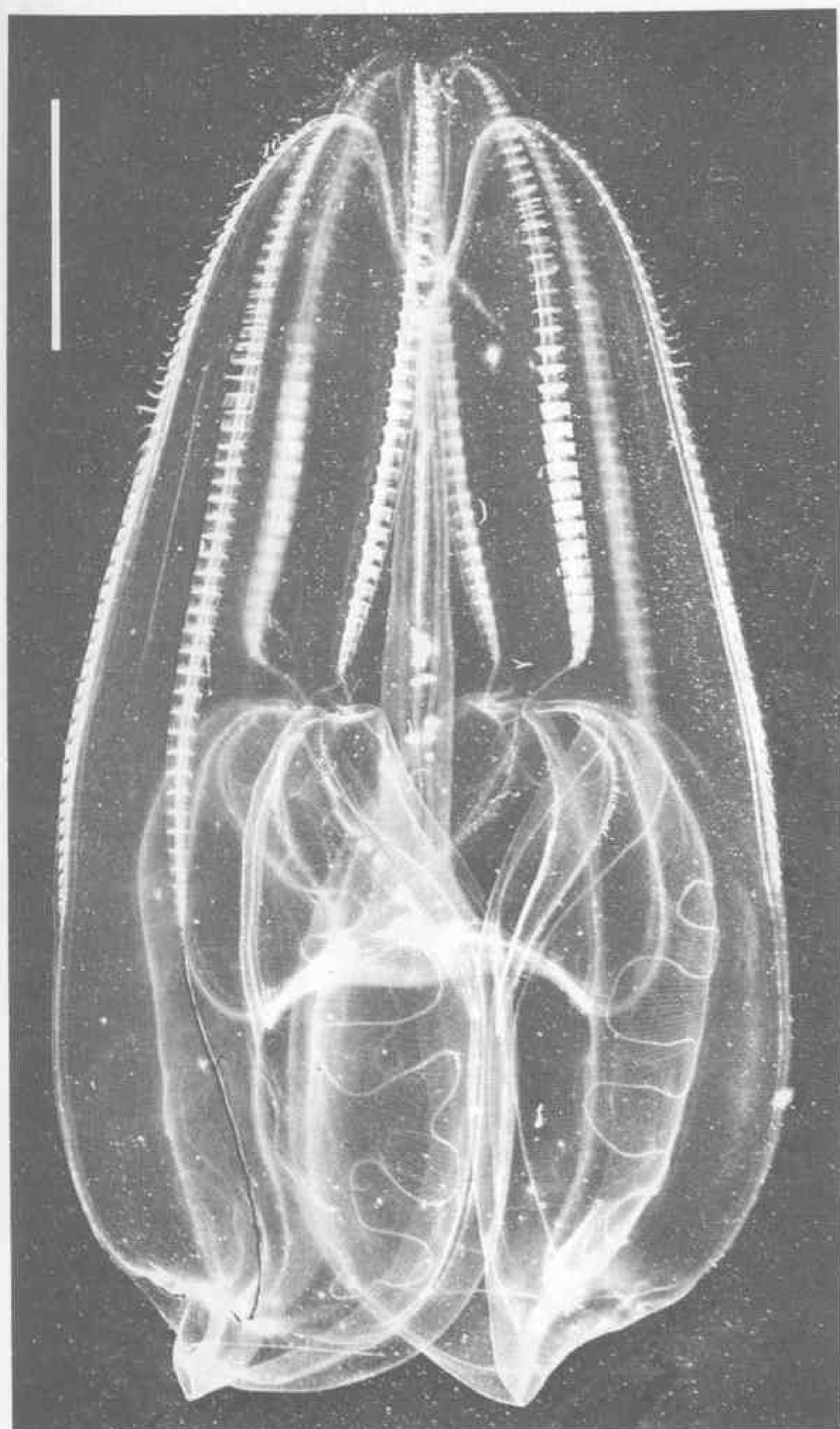
El alimento es disgregado mediante la secreción de enzimas digestivos en la cavidad digestiva. El fluido nutritivo resultante es distribuido por medio de un sistema de canales que atraviesan el mesénquima, una espesa capa gelatinosa que se encuentra entre la epidermis y la cavidad digestiva. Este sistema de canales no tiene salida y finaliza bajo las placas ciliares. El material no digerible es excretado por la boca y por dos pequeños poros anales situados al lado del estatocisto.

La capa de mesénquima también contiene células ameboides y haces de músculos lisos, y contribuye a la flotación del animal.

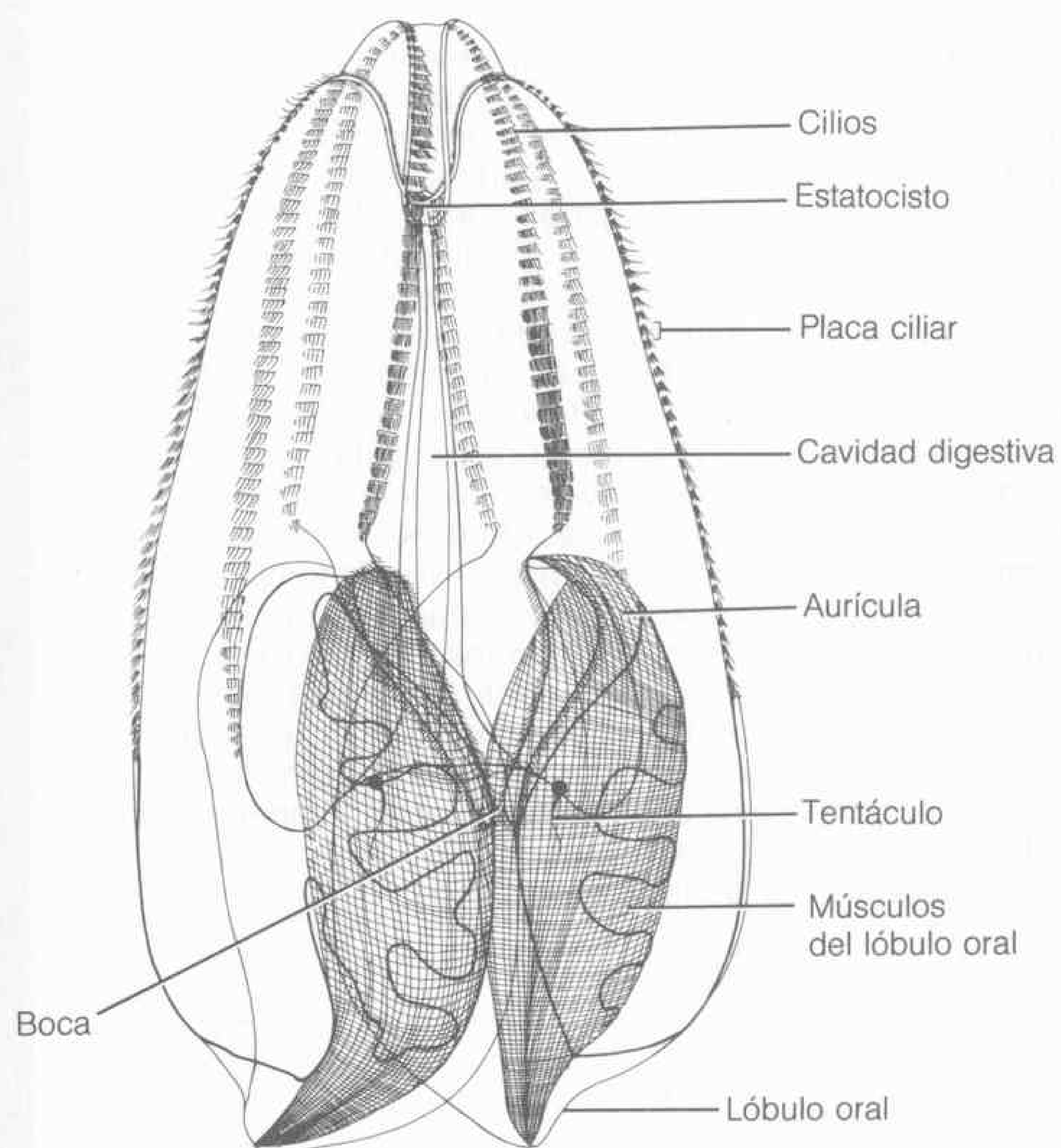
Algunos ctenóforos, como *Bolinopsis*, tienen tentáculos de tamaño más reducido. Es posible que, en lugar de usar sus tentáculos, capturen a las presas con sus lóbulos orales. Luego, con la ayuda de un par de láminas ciliadas llamadas aurículas, conducen el alimento hacia la boca. *Beroe gracilis*, un ctenóforo del mar del Norte, no tiene tentáculos en ningún estadio de su ciclo vital. Este organismo está muy especializado: se alimenta exclusivamente de otro ctenóforo, *Pleurobranchia pileus*. El alimento es succionado por unos labios móviles rodeados de membranelas; éstas parecen ser grandes cilios, pero, tras unas observaciones al microscopio electrónico, se ha puesto de manifiesto que están formadas por unos 3000 cilios de tamaño normal interconectados.

Los ctenóforos normalmente sólo se reproducen sexualmente. En la mayoría de los casos, un huevo fertilizado se convierte en una larva de vida libre que crece hasta formar un adulto sexualmente maduro. En las regiones templadas, la reproducción tiene lugar una vez al año, a finales de verano o en el otoño. Los ctenóforos son hermafroditas: cada individuo puede producir órganos femeninos y masculinos. Hay muchos ovarios y testículos en un animal y se sitúan a lo largo de los canales digestivos, debajo de las costillas de placas ciliares. Tanto los óvulos como







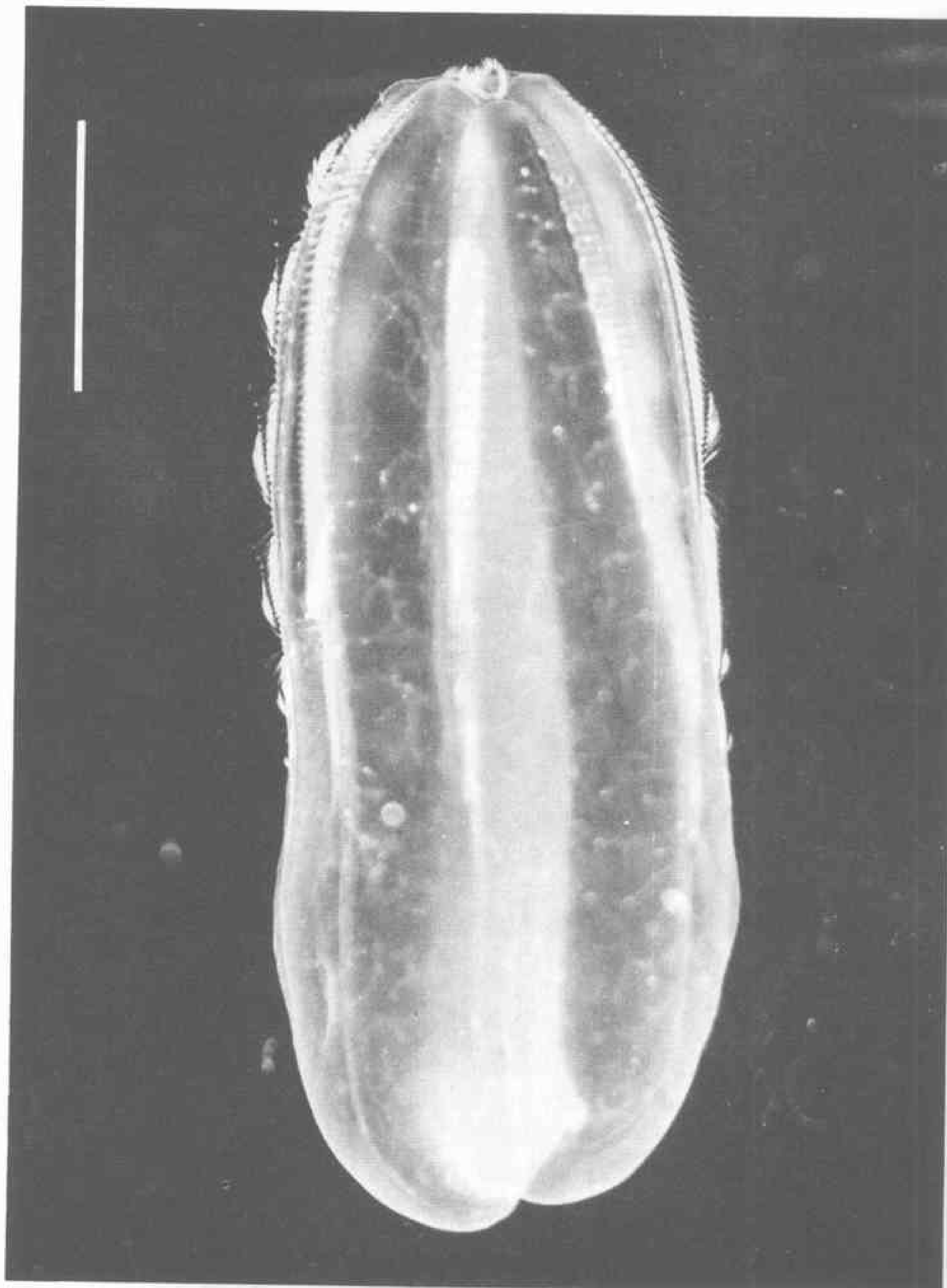



**A** *Bolinopsis infundibulum* (ejemplar vivo), un ctenóforo que nada con la boca hacia delante y va reuniendo sus presas con los lóbulos orales extendidos. Barra de referencia = 1 cm. (Cortesía de M. S. Laverack.)

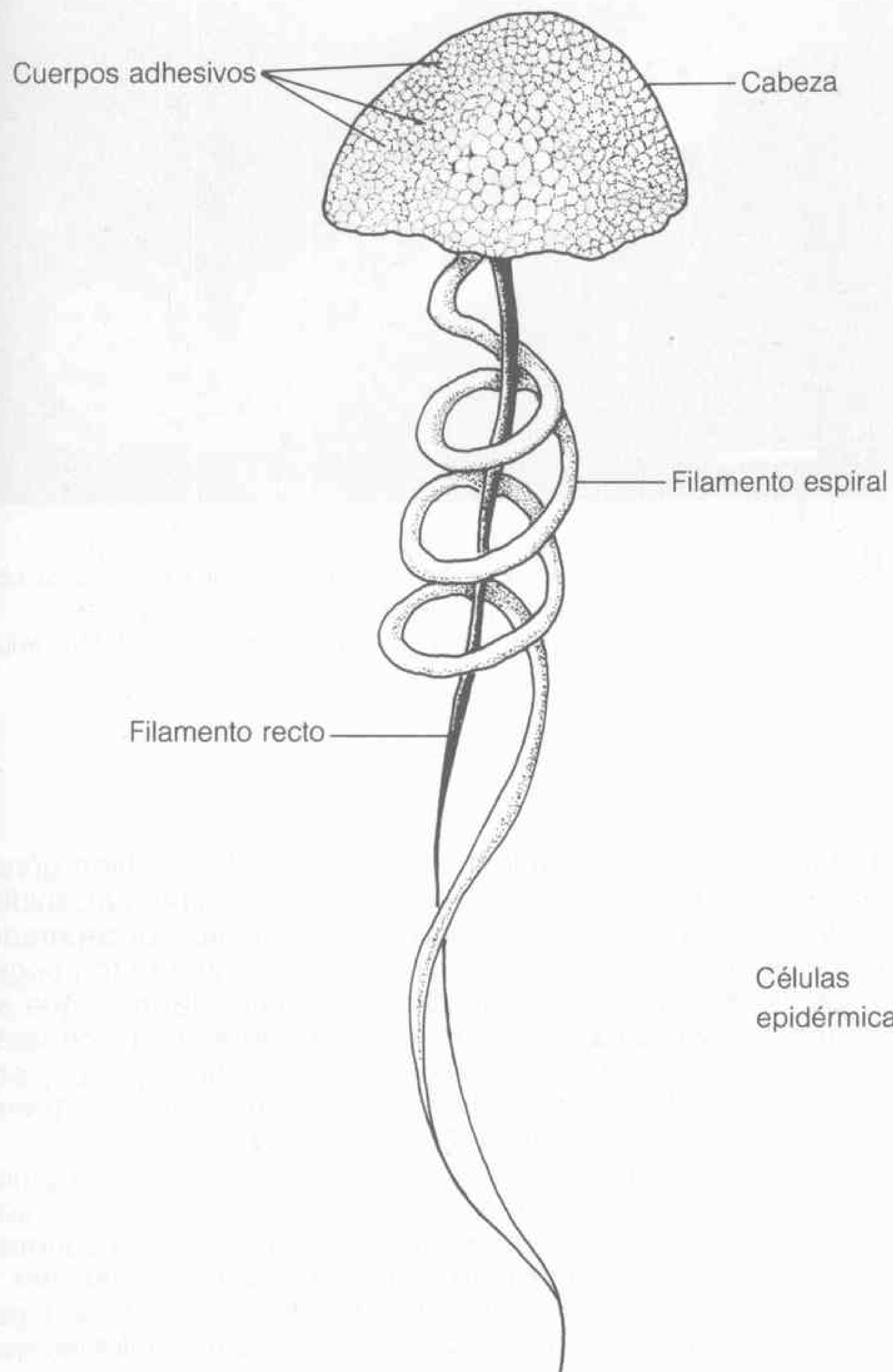
**B** *Bolinopsis infundibulum.* (Dibujo de I. Atema; información de M. S. Laverack.)

los espermatozoides son liberados al exterior a través de la boca. En la mayoría de los ctenóforos, la fertilización ocurre externamente, en el mar, aunque hay excepciones, como *Tjalfiella,* ctenóforo vivíparo. Sus vástagos se mantienen en unos pequeños saquillos para luego ser expulsados en un estado más desarrollado, de vida libre. Los adultos de este género pierden sus placas ciliares.

Los cuerpos de los ctenóforos son tan frágiles y delicados que su capacidad de conservación es muy pequeña. No se han encontrado fósiles y, en consecuencia, la historia evolutiva de este grupo ha de ser deducida a partir de las formas vivas actuales. Algunos autores han sugerido que los ctenóforos derivarían de celenterados de tipo medusa (Phylum A-3), pero la similitud entre las medusas y los ctenóforos parece ser sólo superficial. Por otro lado, está más extendida la creencia de que los ctenóforos y los celenterados hidroideos comparten un antecesor común. Los celenterados y los ctenóforos han evolucionado, produciendo adaptaciones más o menos paralelas: una disposición corporal radial con una cavidad interior ramificada, una mesoglea o mesénquima interpuesto entre el endodermo y el ectodermo, la capacidad de comer presa viva, la luminiscencia, un sistema nervioso reticulado, y la capacidad de regenerar fragmentos partidos del cuerpo (tanto los cilios de las placas ciliares como los coloblastos se regeneran regularmente). Sin embargo, estos *phyla* difieren en dos aspectos fundamentales: a excepción de una especie, *Euchlora,* los ctenóforos no tienen los nematocistos característicos de los celenterados, y tienen músculos verdaderos (derivados del mesodermo) que de modo tan evidente están ausentes de los celenterados.

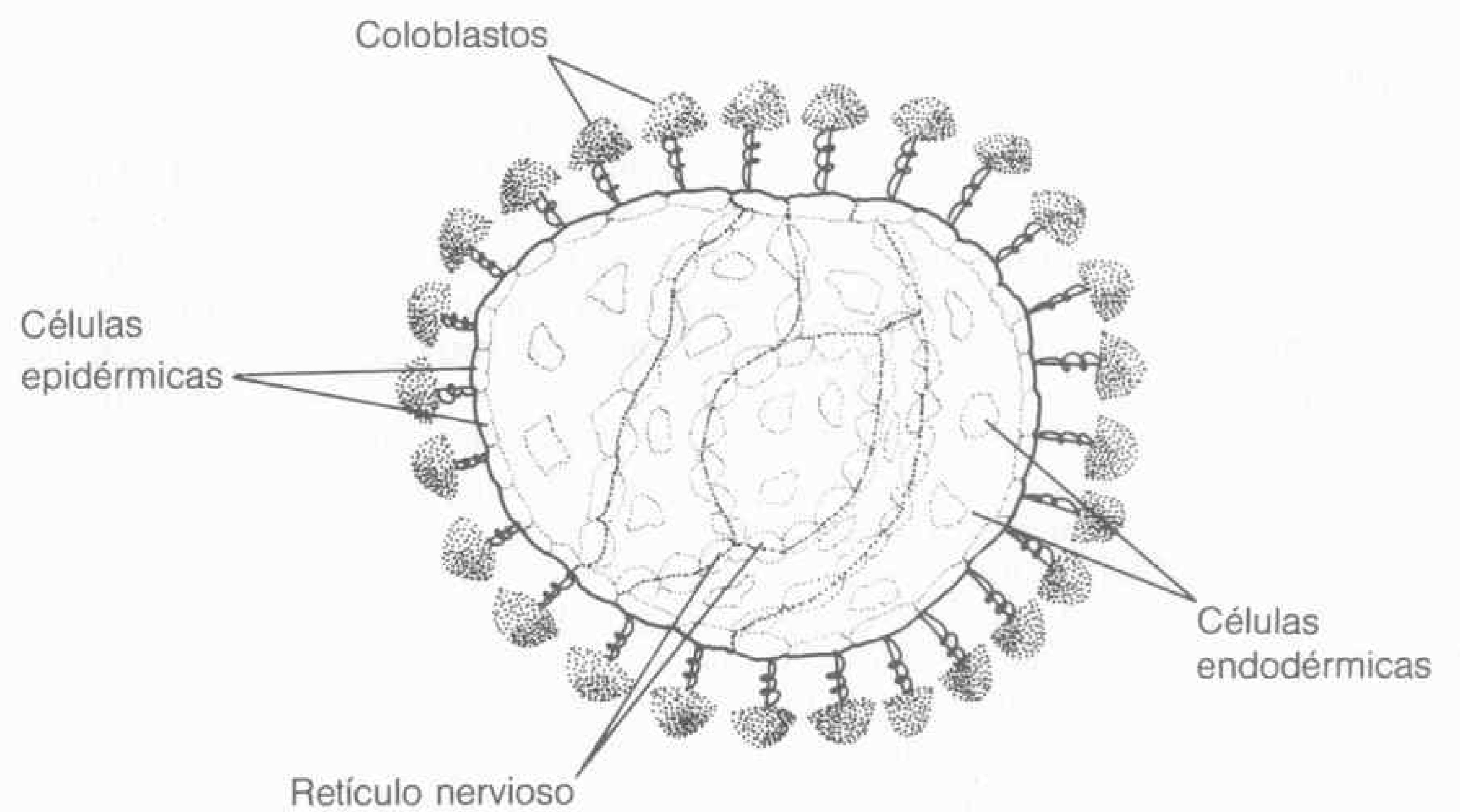


**C** Una muestra viva del ctenóforo *Beroe cucumis,* que carece de tentáculos. Los miembros de este género, altamente fosforescentes, son muy comunes en los mares, desde el Ártico hasta el Antártico. Barra de referencia = 1 cm. (Cortesía de M. S. Laverack.)




**D** Esquema de un coloblasto de un ctenóforo.

**E** Sección transversal de un tentáculo recubierto por coloblastos. (Dibujos de L. M. Reeves.)



# A-5 Mesozoos

Del griego *mesos,* medio; *zoion,* animal.

*Conocyema*
*Dicyema*
*Dicyemennea*
*Microcyema*
*Pseudicyema*
*Rhopalura*
*Stoecharthrum*

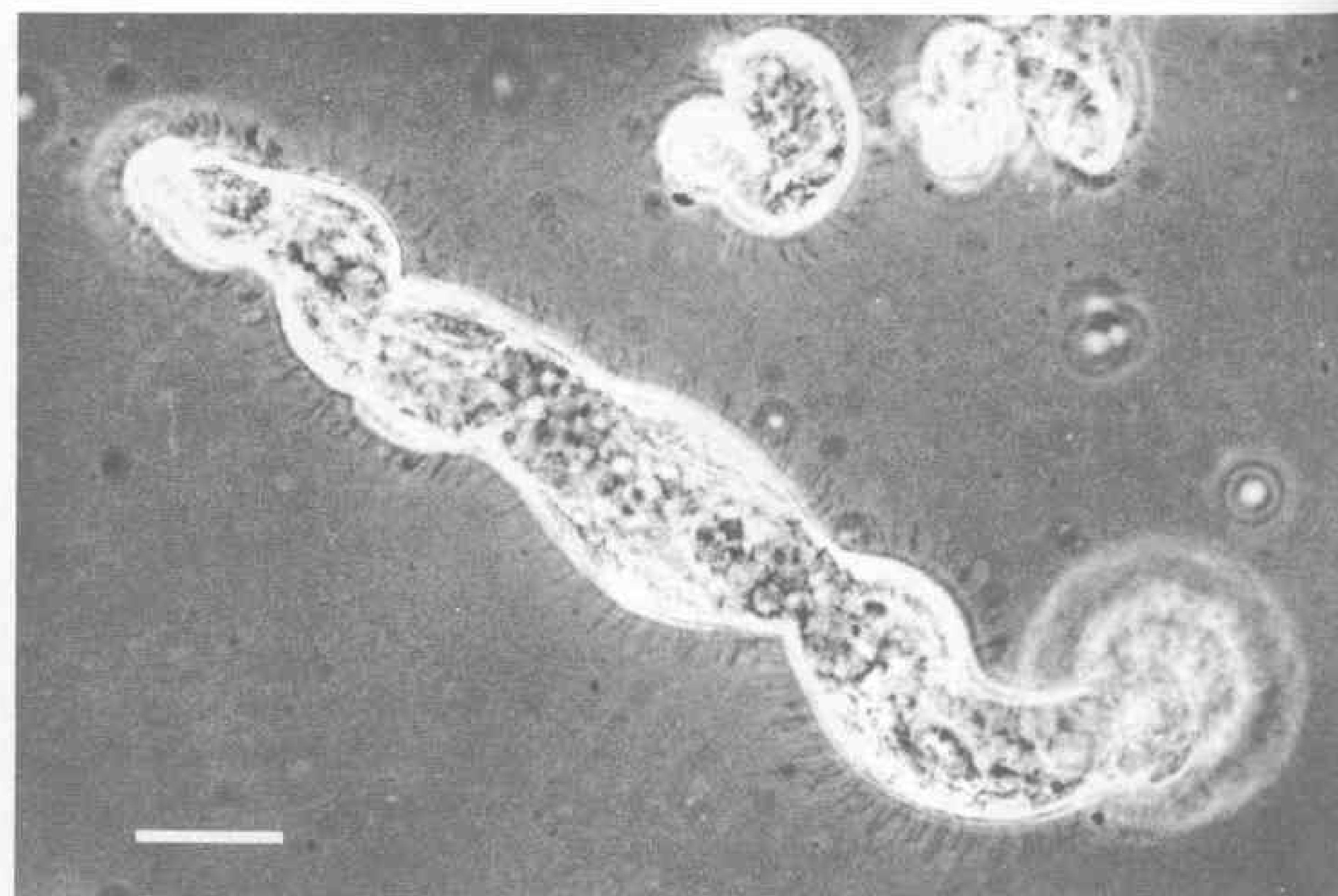
Estos diminutos organismos vermiformes tienen simetría bilateral, pero poseen dos, en lugar de tres, capas de tejido y carecen de órganos y sistemas de órganos (a excepción de la gónada). El nombre del *phylum* indica que posiblemente son unos organismos intermedios entre los protoctistas, que no tienen tejidos, y los metazoos más complejos que tienen millones de células interconectadas formando tejidos, órganos y sistemas de órganos.

Los mesozoos adultos, cuyos tamaños oscilan entre 0,5 y 8 mm, carecen de cavidad interior, sistema circulatorio, respiratorio, esquelético, muscular, nervioso, excretor y digestivo. Sólo tienen un órgano: la gónada. Tienen que absorber forzosamente los nutrientes directamente de la orina del animal huésped. La capa exterior está formada por un número constante de células, de 20 a 30 según la especie; estas células rodean a una célula alargada llamada célula axial. En el interior de la célula axial se encuentran de una a más de cien células llamadas axoblastos, conteniendo, cada una de ellas, un núcleo poliploide. La función de esta larga y especializada célula axial únicamente es la de producir descendencia.

Las dos clases de este *phylum,* clase Diciémidos y clase Ortonéctidos, probablemente no están directamente relacionadas, y podría ocurrir que, a la larga, el *phylum* se viera desdoblado en dos *phyla.* No obstante, ambas clases muestran una alternación de generaciones sexuales y asexuales, y los miembros de ambas clases viven dentro de invertebrados marinos. Los diciémidos viven en el riñón de los pulpos, las sepias y otros moluscos cefalópodos (Phylum A-19). Su hábitat es la interfase entre el tejido epitelial del riñón y la orina. Los ortonéctidos viven en los platelmintos (Phylum A-6), en los nemertinos (Phylum A-7), en los anélidos poliquetos (Phylum A-23), en los moluscos bivalvos (Phylum A-19) y en equinodermos, por ejemplo los ofiuros. La distribución de los mesozoos es amplia debido a que frecuentemente se encuentran en huéspedes marinos muy comunes en mares poco profundos.

El ciclo vital de los diciémidos no se conoce en su totalidad. De los huevos surgen unas larvas de vida libre, llamadas larvas infusoriformes. Poco después de su formación, estas larvas son adquiridas por cefalópodos jóvenes moradores de los fondos. Las larvas penetran en los riñones de su hospedador y se fijan mediante unas células de su extremo apical.

Los diciémidos adultos tienen dos fases, que desde el punto de vista reproductivo son diferentes, pero que morfológicamente son muy similares: son las fases nematógena y rombógena. Los nematógenos adultos se reproducen asexualmente, liberando, en la orina de los moluscos jóvenes, unas larvas inmaduras de aspecto vermiforme que rápidamente se fijan al tejido esponjoso del riñón, para continuar allí su desarrollo. La fase nematógena, con producción de nuevas generaciones de modo asexual, se prolonga mientras dura la inmadurez del cefalópodo. Los rombógenos son adultos sexuales. Cuando la población de diciémidos





**A** Un adulto extendido de *Dicyema truncatum.* Más arriba se puede apreciar otro más pequeño contraído. MO, barra de referencia = 10 µm. (Cortesía de H. Morowitz.)

ha aumentado considerablemente, éstos producen, bien gónadas hermafroditas (portadoras de óvulos y de espermatozoides flagelados), bien gónadas masculinas y femeninas por separado. En el interior de la célula axial del organismo paterno rombógeno, los zigotos se transforman en larvas infusoriformes, que se desprenden del «padre» y, transportadas por la orina, son vertidas al mar. Su destino es desconocido. Es posible que, por medio de unos huéspedes intermedios, los mesozoos se transmitan a unos nuevos cefalópodos.

En los ortonéctidos, la generación sexual consta de organismos masculinos y femeninos adultos de vida libre. En cada individuo, la capa exterior de células contiene óvulos o espermatozoides. Los espermatozoides son dispersados en el mar y penetran en el diminuto cuerpo de la hembra, donde tiene lugar la fertilización. Los zigotos se transforman en larvas ciliadas que penetran e infestan los espacios intertisulares de los organismos hospedadores. Una vez en su interior, las larvas pierden sus células ciliadas externas. La masa celular interna pasa a ser sincitial por medio de sucesivas mitosis nucleares sin división celular concomitante. Estos sincitios se convierten en los organismos masculinos y femeninos adultos de la generación sexual.

Si prescindimos de los placozoos (Phylum A-1), los mesozoos

**B** Una larva de *Dicyema truncatum* obtenida de los riñones de un molusco cefalópodo. MO, barra de referencia = 100 µm. (Cortesía de H. Morowitz.)



**C** El ciclo vital de *Dicyema truncatum*. (Dibujo de L. Meszoli; información de E. Lapan.)

son los animales de menor complejidad. No obstante, algunos científicos han sugerido que podrían descender de los platelmintos por degeneración de algunos órganos. Algunas propiedades que contradicen esta teoría son: su disposición celular exclusiva, con células encajadas en el interior de otras células; el desarrollo intracelular de sus embriones; la existencia de larvas y adultos ciliados; los núcleos poliploides de la célula axial; y la alternación de generaciones haploides y diploides. Además, el porcentaje de guanina y citosina combinado en el ADN de los platelmintos (35 %-50 %) es considerablemente mayor que el medido en los mesozoos (por ejemplo, *Dicyemennea* tiene un 23 %).

# A-6 Platelmintos

Del griego *platys*, plano; *helmis*, gusano.

*Dipylidium*
*Dugesia*
*Echinococcus*
*Fasciola*
*Hymenolepis*
*Opisthorchis*
*Planaria*
*Procotyla*
*Schistosoma*
*Taenia*

Los platelmintos son gusanos planos, de forma acintada y cuerpo blando. Son los organismos más simples entre los animales que tienen cabeza. Poseen una boca (abertura que conecta con un intestino) pero no tienen una salida posterior o ano. Son acelomados: no se desarrolla ningún celoma mesodérmico. Sin embargo, los platelmintos son más complejos que los celenterados (Phylum A-3) porque tienen órganos compuestos de tejidos y organizados en sistemas, y por su simetría bilateral.

Los platelmintos constituyen un *phylum* de gran éxito adaptativo y de origen incierto. Están adaptados a una gran variedad de hábitats. Algunos viven en los excrementos de murciélagos, otros en la cavidad del manto de las lapas, y casi todos los *phyla* (destacando los animales vertebrados) pueden tener el papel de huéspedes de estos ubicuos gusanos.

Algunas especies de gusanos platelmintos de vida libre son marinas; otras, se encuentran en suelos húmedos o en el agua dulce. Los platelmintos de los suelos habitan principalmente en las regiones tropicales, mientras que los platelmintos acuáticos son más abundantes en las aguas templadas que en las tropicales. Tomado en conjunto, el *phylum* puede tolerar un rango de temperaturas extremadamente amplio (desde los $-50^{\circ}$ a los $47^{\circ}$). Muchos platelmintos frecuentan determinadas plantas sumergidas y pueden ser fácilmente capturados poniendo un cebo, generalmente de carne, entre la vegetación acuática. Algunos segregan una sustancia mucilaginosa sobre la que se deslizan lentamente con el movimiento de sus cilios. Frecuentemente pueden ser vistos deslizándose sobre una película superficial por el agua, el suelo o las plantas.

Hay unas 15 000 especies de platelmintos. Algunas son blancas, mientras que otras son muy coloreadas. Algunas tienen una brillante coloración verde debido a que albergan algas simbiontes, las zooclorelas. Los platelmintos de mayor tamaño son las tenias, que alcanzan una longitud de más de 10 m. Los menores son apenas visibles a simple vista. Su aplanado cuerpo proporciona una amplia superficie para los intercambios de oxígeno, dióxido de carbono y amoníaco. Los gases se difunden desde el sistema digestivo del huésped o desde el agua hacia los tejidos del platelminto. Estos organismos carecen totalmente de sistema circulatorio. Debido a que no tienen ano vierten los desechos al exterior por la boca, tal como hacen también los celenterados. También excretan los residuos por unas células flamígeras ciliadas, que conducen el líquido hacia los protonefridios, sistemas de túbulos que recogen y expulsan los residuos disueltos.

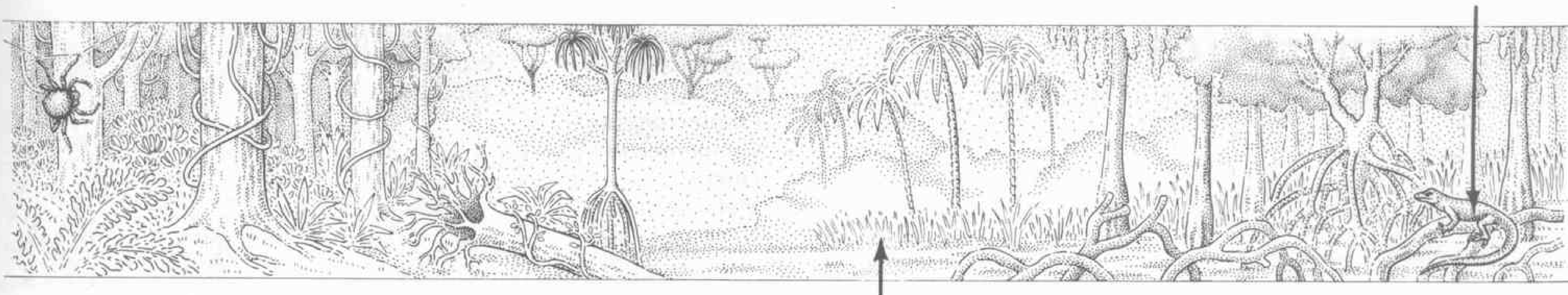
Su sistema nervioso es muy simple. Se compone de un grupo de células nerviosas en la cabeza, unos cordones nerviosos longitudinales y unas células pigmentadas, que, en grupos o por separado, forman unas manchas oculares. Los platelmintos de vida libre detectan el alimento, sustancias químicas, corriente acuática y objetos varios por los lados de la cabeza, zona que, en muchos casos, sostiene tentáculos u otros órganos sensitivos. Si pierden un rastro oloroso, giran sus cuerpos con más frecuencia de modo que, a la larga, encuentran la fuente que produjo el rastro.

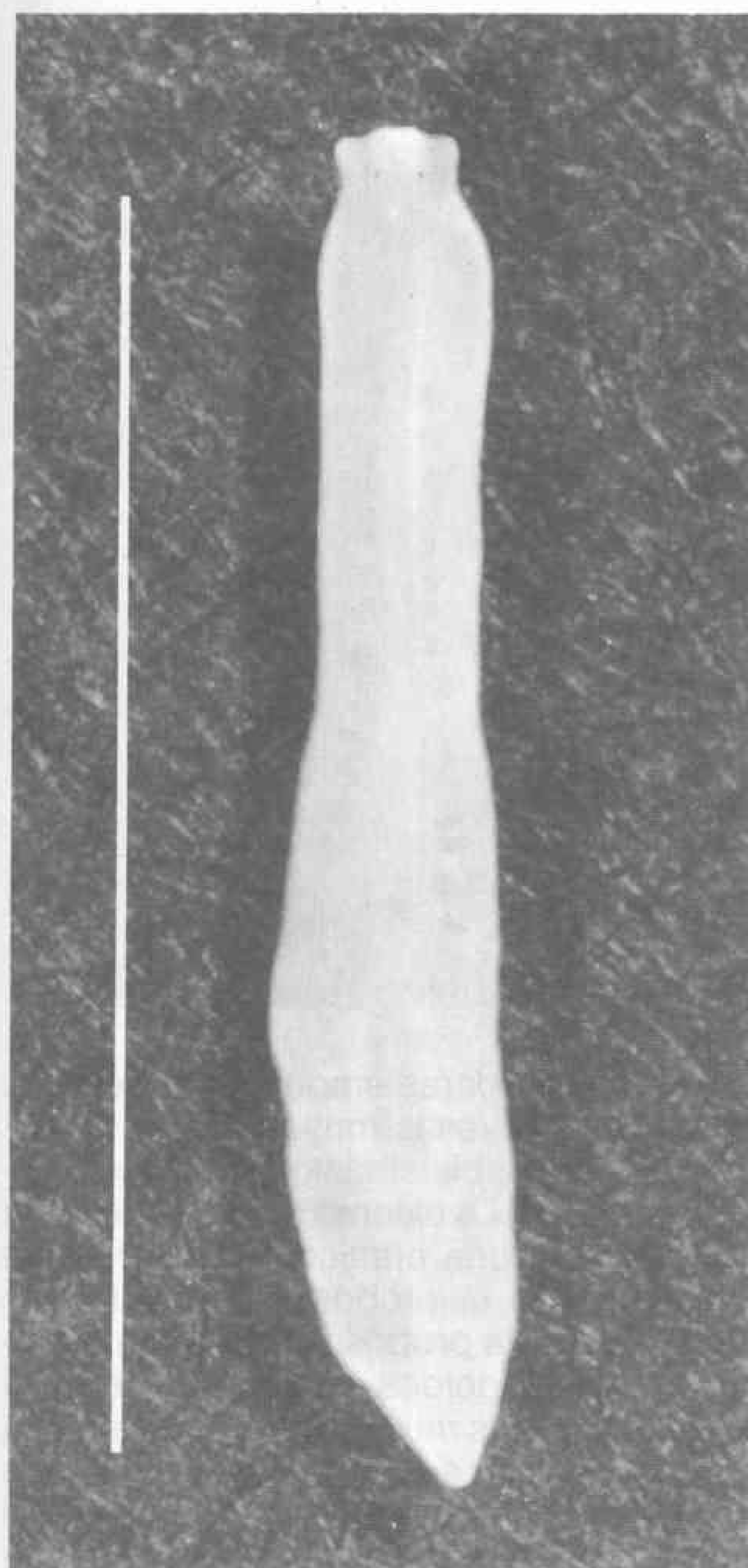
Los platelmintos tienen gran capacidad de regeneración. Los fragmentos separados del cuerpo de *Dugesia* se regeneran para formar un organismo completo. En algunas especies de platelmintos, un individuo se multiplica asexualmente partiéndose él mismo en dos partes. La mayor parte de las especies de platelmintos de vida libre son hermafroditas. Cada individuo es portador de óvulos, en unos ovarios, y de espermatozoides, en unos testículos en la parte posterior del cuerpo. Sin embargo, raras veces ocurre la autofertilización. Los espermatozoides son depositados en una bolsa copulatoria, o bien, en una copulación mutua entre dos platelmintos, son inyectados en el cuerpo del compañero. Los huevos fertilizados son depositados en unas cintas arrosariadas, que en las especies dulceacuícolas están ancladas en piedras. En la mayoría de platelmintos de vida libre los huevos producen unos diminutos gusanos adultos, pero muchos de los platelmintos parásitos tienen unos ciclos reproductivos muy complejos, con toda una serie de sucesivos estados larvales. Algunos platelmintos son partenogenéticos, es decir, las hembras producen nuevas hembras de modo asexual.

Hay tres clases de platelmintos: clase Turbelarios (de platelmintos de vida libre), clase Trematodos y clase Cestodos (que incluye a la tenia o solitaria).

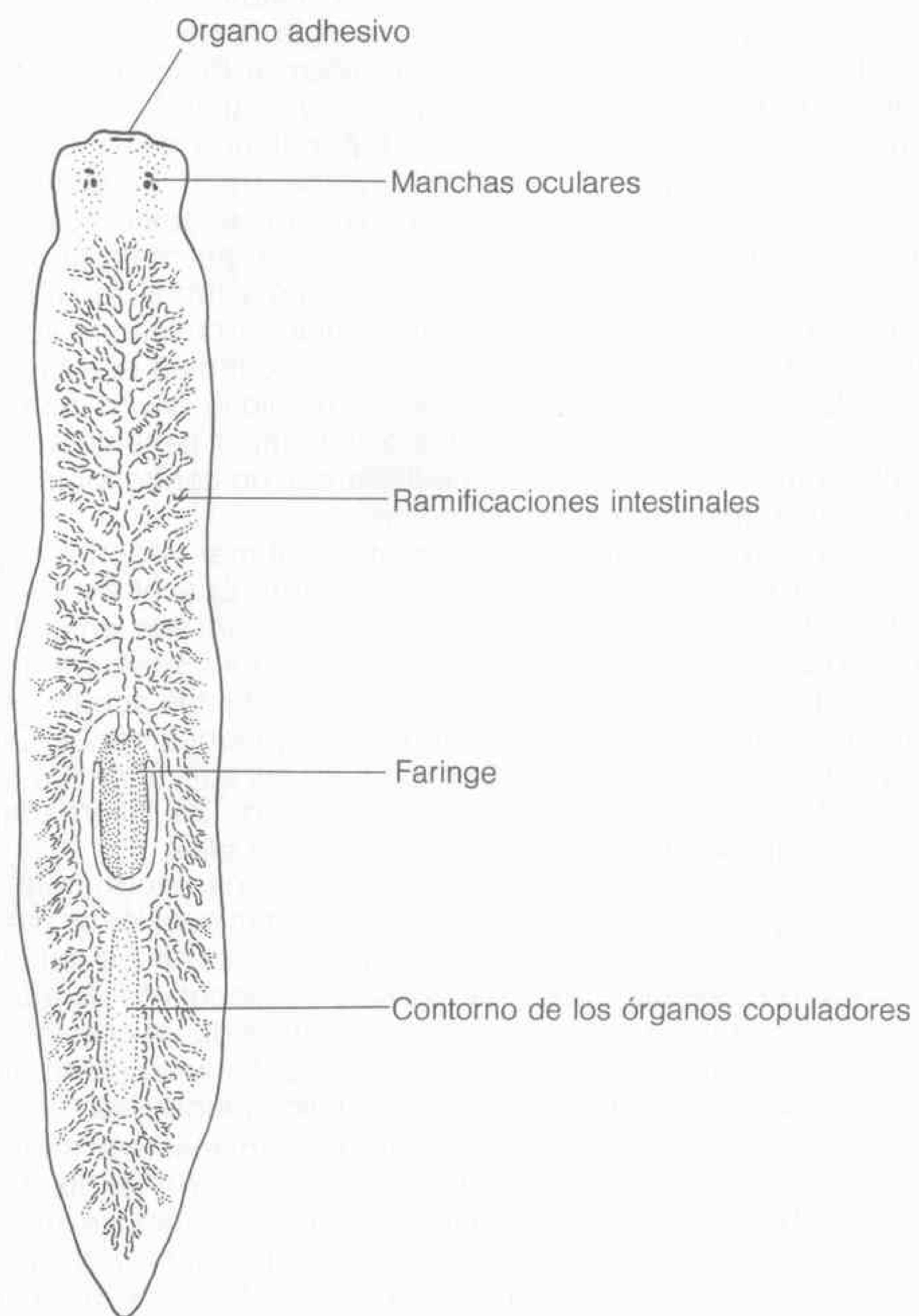
Los miembros de la primera clase son carnívoros y carroñeros. Comen insectos, crustáceos, otros gusanos, bacterias, flagelados (Phylum Pr-8), ciliados (Phylum Pr-18) y diatomeas (Phylum Pr-11). Usan su faringe, un órgano musculoso tubiforme situado en la región ventral y que puede ser proyectado al exterior a través de la boca, para succionar las partes blandas de sus presas. El alimento es digerido por unos enzimas segregados en el intestino. Las células intestinales también pueden rodear partículas alimenticias mediante unas vacuolas. Los turbelarios primitivos fueron, probablemente, los antecesores de los otros grupos platelmintos, de los nematodos (Phylum A-14) y de los gastrotricos (Phylum A-9).

Los miembros de la segunda clase son parásitos internos o externos de muchos animales, a los que se adhieren mediante unos ganchos o ventosas. Los miembros de la tercera clase son parásitos internos de animales y son muy comunes en el tracto digestivo de los vertebrados. Sus larvas se desarrollan a menudo en más de un huésped intermediario, con lo que su ciclo vital se desarrolla en distintas especies. Estos platelmintos, que son parásitos obligados, carecen totalmente de intestino. La superficie de los platelmintos trematodos y cestodos está recubierta de microvilis, pequeñas proyecciones de tejido que, mediante transporte activo, absorben nutrientes (como aminoácidos y azúcares) del hospedador parasitado. Algunos trematodos se alimentan también por medio de una boca chupadora. Los órganos análogos de los cestodos, no obstante, únicamente sirven para la fijación del parásito a su huésped.










Vista dorsal del platelminto turbelario *Procotyla fluviatilis,* deslizándose sobre una superficie lisa. Se puede apreciar su faringe a través de su transparente cuerpo. Barra de referencia = 1 cm. (Fotografía por cortesía de R. Kenk; dibujo de L. Meszoly; información de R. Kenk.)

# A-7 Nemertinos

Del griego *Nemertes,* una ninfa marina.

*Amphiporus*
*Cephalothrix*
*Cerebratulus*
*Emplectonema*
*Geonemertes*
*Lineus*
*Malacobdella*
*Nectonemertes*
*Paranemertes*
*Prostoma*
*Tubulanus*

Los nemertinos son gusanos de forma acintada. Sus cuerpos son planos, frágiles, aterciopelados y sin segmentación. Su estructura más característica es una larga probóscide sensorial que no está conectada con el tracto digestivo, sino que se encuentra en una cavidad corporal especial desde la que puede extenderse hasta triplicar la longitud del cuerpo del gusano. En algunos casos, la probóscide está ramificada. Este órgano es utilizado para la exploración y para la captura de presas.

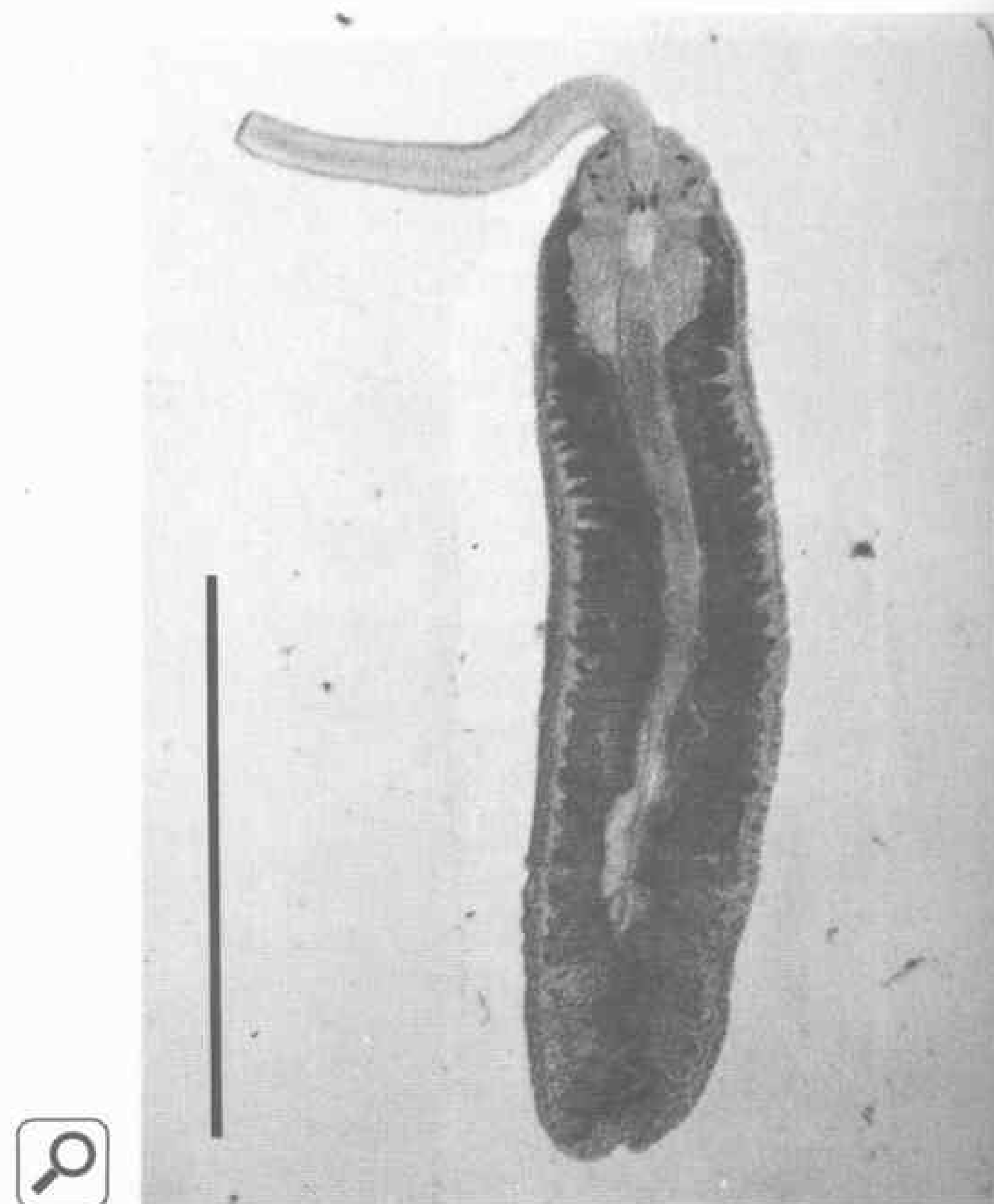
A diferencia de los platelmintos (Phylum A-6), los nemertinos tienen un ano y un sistema sanguíneo vascular. La sangre es bombeada por todo el cuerpo y, dependiendo de la especie, puede tener un color rojo, amarillo, verde, o ser, simplemente, incolora. Los nemertinos respiran a través de su epidermis externa. El sistema excretor de estos gusanos se asemeja al de los platelmintos: consta de poros superficiales y tubos recubiertos de células flamígeras ciliadas que regulan la concentración de sales y del agua, y posiblemente también controlen la excreción de sustancias de desecho. El sistema nervioso de los nemertinos es asimismo parecido al de los platelmintos: tienen manchas oculares (a veces hasta varios centenares), un centro lobulado y nervios dispuestos longitudinalmente.

La mayoría de los nemertinos viven en el mar. Algunas especies viven en la zona intermareal, mientras que otras viven a profundidades de hasta 4000 metros. *Tubulanus* vive en un tubo mucoso que segrega él mismo a su alrededor. *Prostoma* es un nemertino de aguas dulces que vive sobre plantas acuáticas en lagunas o estanques tranquilos en Europa y Norteamérica. Otros nemertinos, como *Geonemertes,* viven en los suelos de los bosques subtropicales, y medran en los suelos de los invernaderos si por casualidad han podido introducirse en ellos.

A pesar de ser muy abundantes en la zona intermareal, los nemertinos sólo pueden ser vistos en contadas ocasiones puesto que se esconden durante el día y salen por la noche. Se entierran en el barro mediante unos movimientos consecutivos de alargamiento y acortamiento que fuerzan la apertura de un orificio en el fondo. Sus agujeros pueden ser vistos en las llanuras intermareales, en medio de algas, mejillones y anélidos tubícolas.

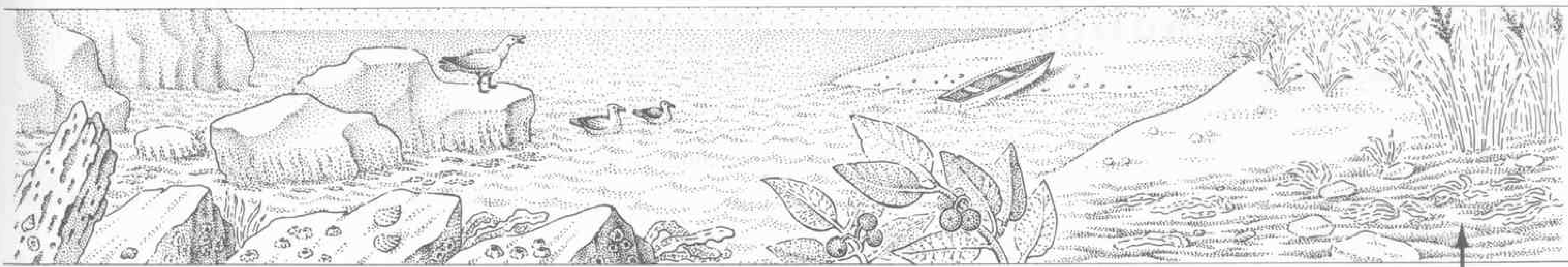
Se conocen unas 750 especies de nemertinos. Sus tamaños van de menos de 0,5 mm hasta más de 30 m de longitud. Por ejemplo, *Lineus longisimus,* de unos 30 m de longitud, es uno de los mayores invertebrados conocidos. *Cerebratulus lacteus* puede alargarse desde un metro hasta diez metros. Los miembros del género *Emplectonema* son bioluminiscentes, pero no se conocen otros nemertinos luminiscentes. La mayoría de los nemertinos, especialmente los habitantes de los fondos, tienen coloraciones pálidas. Algunos son rayados, punteados o con un listado multicolor jaspeado.

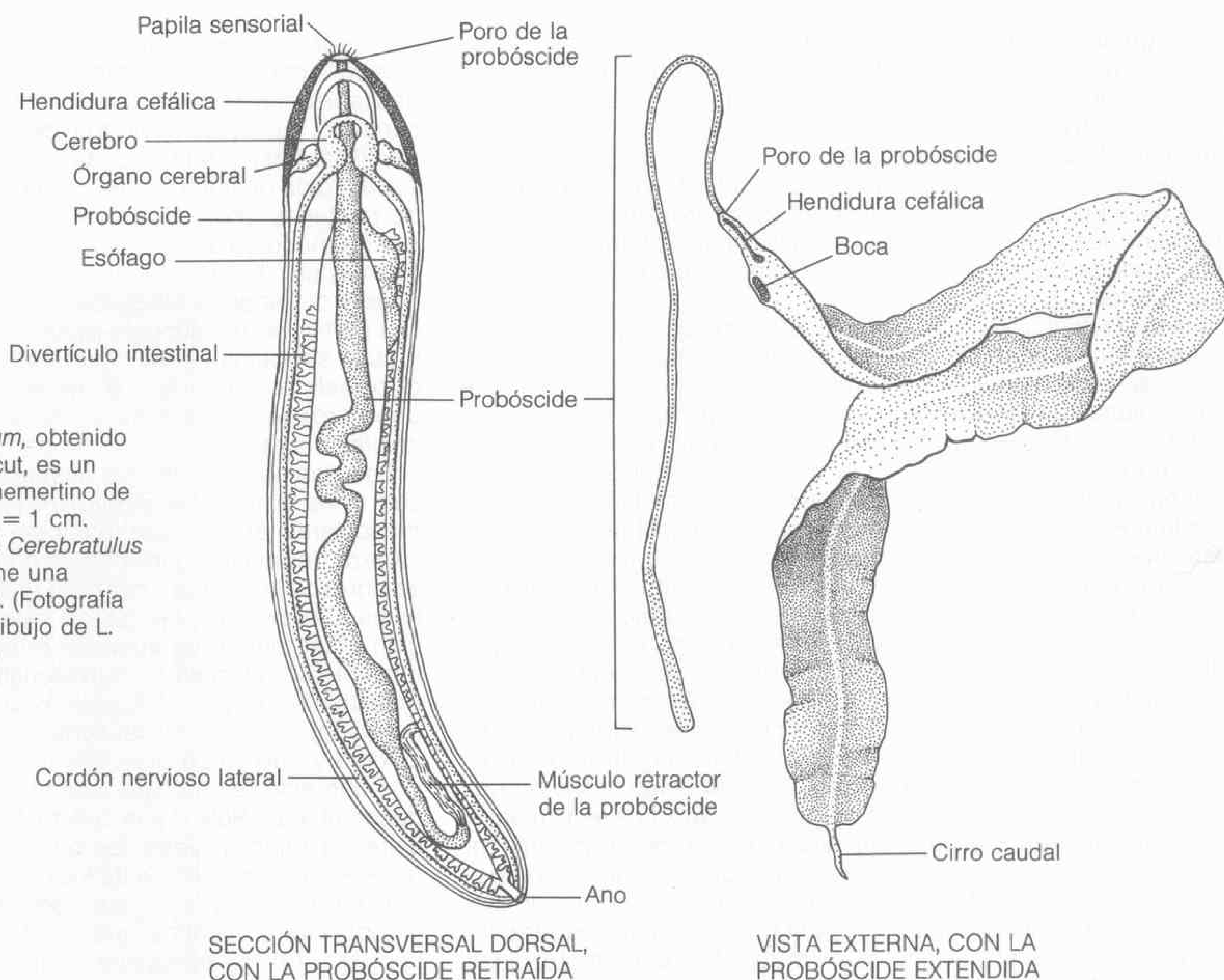
Las especies de nemertinos pelágicos nadan con movimientos laterales ondulantes. Otros se mueven por contracción muscular o por deslizamiento sobre una matriz mucilaginosa, ayudados por un movimiento de cilios. Algunos pueden fijarse sobre diferentes objetos con su probóscide, y así darse empuje para avanzar.



Los nemertinos se alimentan de presas muy variadas: protistas, diatomeas, anélidos, crustáceos, platelmintos, moluscos, nematodos e incluso pequeños peces. La extensión explosiva de la probóscide viene determinada por una presión muscular sobre el fluido que ocupa la cámara de la probóscide. En algunos nemertinos, por ejemplo *Prostoma,* la probóscide tiene un estilete venenoso con el que el animal golpea repetidamente a su presa, paralizándola. La probóscide es muy certera. La presa viva capturada es succionada por entero, aunque a veces sólo son absorbidos sus jugos. Unos cilios contribuyen a desplazar el alimento a lo largo del intestino. La digestión intracelular y la fagocitosis tienen lugar en el intestino, órgano dotado de varios divertículos. La probóscide también puede ser disparada como medida defensiva, en cuyo caso es arrojada por entero y luego debe ser totalmente regenerada. Los nemertinos son depredados por crustáceos, anélidos y otros invertebrados. En la costa atlántica de Norteamérica, los nemertinos son usados como cebo para la pesca, pero no son productos directamente comestibles para los hombres.

Los nemertinos son capaces de reproducirse tanto sexual como asexualmente. En la mayoría de las especies, los sexos están separados. Sólo durante el verano se reproducen asexualmente, por fragmentación. Entonces, un gusano completo se regenera a partir de una parte fragmentada. En la reproducción sexual, se forman varias gónadas temporales (ovarios o glándu-






Este ejemplar de *Prostoma rubrum*, obtenido de Peck's Mill Pond, en Conneticut, es un representante del único género nemertino de agua dulce. Barra de referencia = 1 cm. *Prostoma rubrum*, a diferencia de *Cerebratulus* representado en los dibujos, tiene una probóscide dotada de un estilete. (Fotografía por cortesía de J, Poluhowich; dibujo de L. Meszoly; información de P. Roe.)

las espermáticas) en el tejido mesenquimático entre los divertículos intestinales. Cada gónada tiene su propia abertura y conecta con el exterior a través de un poro superficial. Los huevos son depositados en unas cintas gelatinosas y, normalmente, la fertilización ocurre en el agua. Los huevos pueden dar adultos directamente, o pasar primero por un estadio de larva pilidium, larva con aspecto de un gorro ciliado con aletas laterales y una coletilla de undulipodios en su extremo apical. Algunas especies son hermafroditas y pueden autofertilizarse. Los miembros del género hermafrodita *Geonemertes* dan a luz a sus vástagos. Los machos del género *Nectonemertes*, género de activos nadadores, sujetan a las hembras con unos órganos especiales de fijación.

El registro fósil de los nemertinos es escaso. El género *Amiskwia*, del Cámbrico, podría ser un fósil nemertino pero también hay quien sostiene que es un quetognato (Phylum A-30). Los nemertinos evolucionaron probablemente a partir de un predecesor de tipo platelminto. Signos que evidencian la existencia de un parentesco entre los nemertinos y los platelmintos (Phylum A-6) son: su epidermis ciliada, la ausencia de celoma y de órganos respiratorios, la semejanza de sus sistemas excretores y de los órganos de los sentidos, y la presencia de múltiples órganos reproductivos por todo el cuerpo. Algunos platelmintos también tienen una probóscide evaginable. Los platelmintos, los sipuncúlidos (Phylum A-21), los moluscos (Phylum A-19) y los artrópodos (Phylum A-27) se parecen a los nemertinos por sus fases de desarrollo del huevo fertilizado: en todos ellos los huevos sufren una división en espiral. Se ha propuesto una relación de parentesco entre los nemertinos, los invertebrados protóstomos acelomados más complejos y los deuteróstomos (del Phylum A-28 al A-32).

# A-8 Gnatostomúlidos

Del griego *gnathos,* mandíbula; *stoma,* boca.

*Austrognatharia*
*Gnathostomula*
*Haplognathia*
*Nanognathia*
*Problognathia*
*Semaeognathia*

---

Los gnatostomúlidos son microscópicos gusanos marinos acelomados que tienen un característico aparato bucal formado por una sustancia rígida no celular. Estos organismos se encuentran principalmente en aguas saladas poco profundas y en los espacios intersticiales de las arenas. Son gusanos muy pequeños y pueden discurrir a través de poros de 900 $\mu m^2$ de sección. Las citas distintas especies de gnatostomúlidos provienen del estado de Maine, los cayos de Florida, las islas Bimini (Bahamas), el Caribe, Bodega Bay (California), los océanos Índico y Pacífico y el mar Blanco.

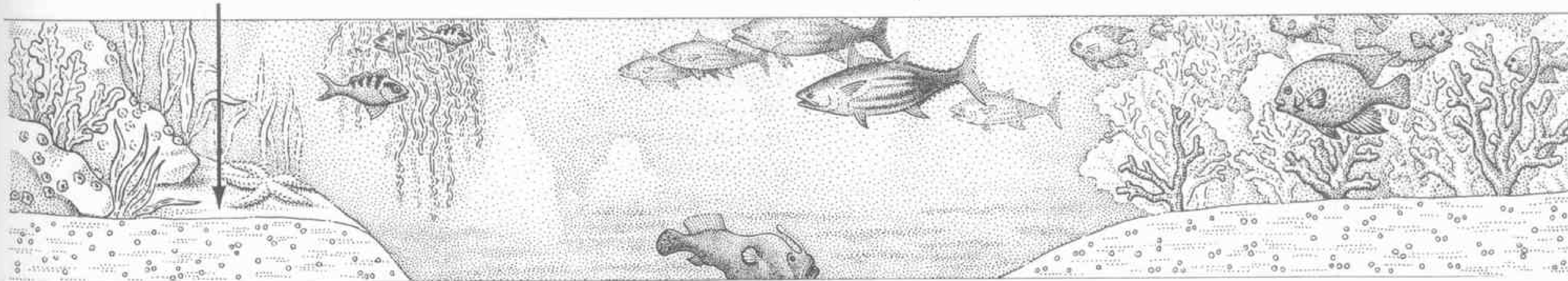
Hasta la fecha se han descrito 80 especies, que se hallan reunidas en 18 géneros, aunque probablemente haya más de un millar de especies vivas en la actualidad. Se desarrollan en el «sulfuretum» (un ambiente lodoso, oscuro y profundo que huele a sulfuro de hidrógeno producido por bacterias) y también en el talo (partes laminares) de algas o sobre las hojas de plantas marinas, como la *Zoostera* y la hierba de las marismas *Spartina* (Phylum Pl-9). En algunos sedimentos, los gnatostomúlidos pueden superar en densidad, incluso a los nematodos (Phylum A-14), con concentraciones superiores a 6000 individuos por litro de sedimento. A pesar de estos números tan elevados, los gnatostomúlidos permanecieron inidentificados durante mucho tiempo. Ello se debe a que se adhieren a los granos de arena y a otras partículas, y porque después de muertos se descomponen muy deprisa. Se requieren sofisticadas técnicas de extracción para poder separarlos de estas superficies y obtener organismos vivos.

Los gnatostomúlidos son hermafroditas. Su único ovario produce, de uno en uno, unos óvulos de gran tamaño. Los testículos (o como mínimo un testículo) se sitúan de modo adyacente al ovario. Presentan fertilización cruzada (algunos, como *Problognathia* ilustrado en estas páginas, tienen un pene sostenido por un estilete). El gnatostomúlido inyecta unos paquetes espermáticos entre la piel y el intestino de su pareja. Los espermatozoides son flagelados y nadan hasta un saco de almacenamiento llamado bursa. La fertilización se efectúa en el interior del organismo, después de la cual el huevo fertilizado rompe la pared corporal del organismo paterno y se independiza. El desarrollo es directo, no se han descrito estados larvarios intermedios entre el huevo y el gusano adulto hermafrodita; no obstante, por lo menos en algunas especies, puede haber una altenancia entre un estado asexual que ingiere alimento y un distintivo estado sexual que no se alimenta, ciclo que puede durar todo un año.

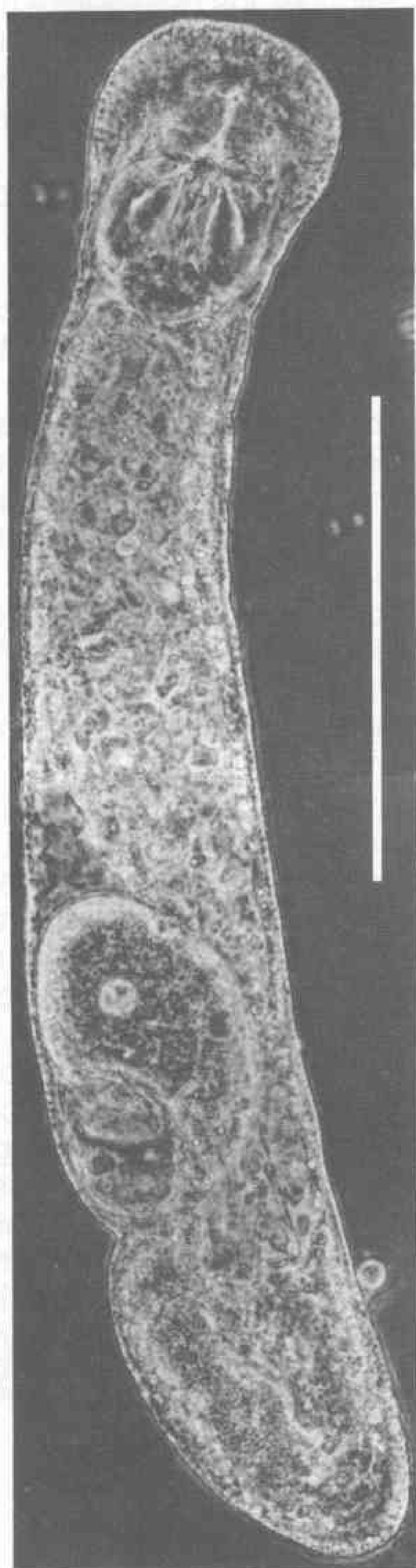
Los cuerpos de los gnatostomúlidos son transparentes y pueden medir de 0,3 hasta 1,0 mm de longitud. Una leve constricción separa la cabeza del tronco. No tienen una cutícula externa. Tampoco tienen órganos respiratorios, circulatorios ni esqueleto. En su capa epitelial externa se halla un modesto sistema nervioso. Algunas especies tienen órganos sensitivos bien desarrollados en la cabeza, por ejemplo haces de cilios rígidos y concavidades tapizadas de cilios, que colectivamente reciben el nombre de sensorio. En la cara ventral de la cabeza se encuentran sus peculiares estructuras bucales, que se componen de una placa basal rígida de tipo rádula (usada para ramonear sobre películas de bacterias, protoctistas y hongos), dos labios, una boca y un par de mandíbulas laterales dentadas en el interior de una faringe muscular. Las mandíbulas tienen un movimiento rápido, abriéndose y cerrándose en aproximadamente un cuarto de segundo. Las partículas de alimento pasan al interior del intestino, un saco tubular sin salida (no hay ano), por lo que el alimento no digerido debe salir por la boca. A ambos lados de la bursa se encuentran unos órganos excretores, cada uno compuesto por dos o tres células curvadas.

Los gnatostomúlidos se desplazan gracias al movimiento de sus cilios corporales y mediante unas bruscas contracciones musculares en las que participa todo el cuerpo. Mueven su cabeza de un lado para otro, nadan, se deslizan, se constriñen y se enroscan utilizando tres o cuatro pares de músculos longitudinales. Cada célula del epitelio externo tiene un cilio y la propulsión ciliar que proporcionan puede cambiar la dirección del movimiento del animal (característica que los diferencia de los platelmintos, Phylum A-6, con los que, por otra parte, tienen cierto parecido). Ambos *phyla* tienen cuerpos ciliados, carecen de celoma y ano y son hermafroditas. De hecho, los gnatostomúlidos han sido reconocidos como un *phylum* independiente sólo desde el año 1969. Por otro lado, hay evidencia en contra de una estrecha relación entre los gnatostomúlidos y los platelmintos: por ejemplo, los flagelos de los espermatozoides de los gnatostomúlidos tienen la típica sección transversal 9+2 (v. fig. 2 en la introducción), mientras que los de los platelmintos la tienen de tipo 9+1. Por su estructura mandibular, los gnatostomúlidos se parecen más a los rotíferos (Phylum A-10); y, por otra parte, el epitelio monociliado se ha encontrado sólo en los gastrotricos (Phylum A-9) y los gnatostomúlidos.

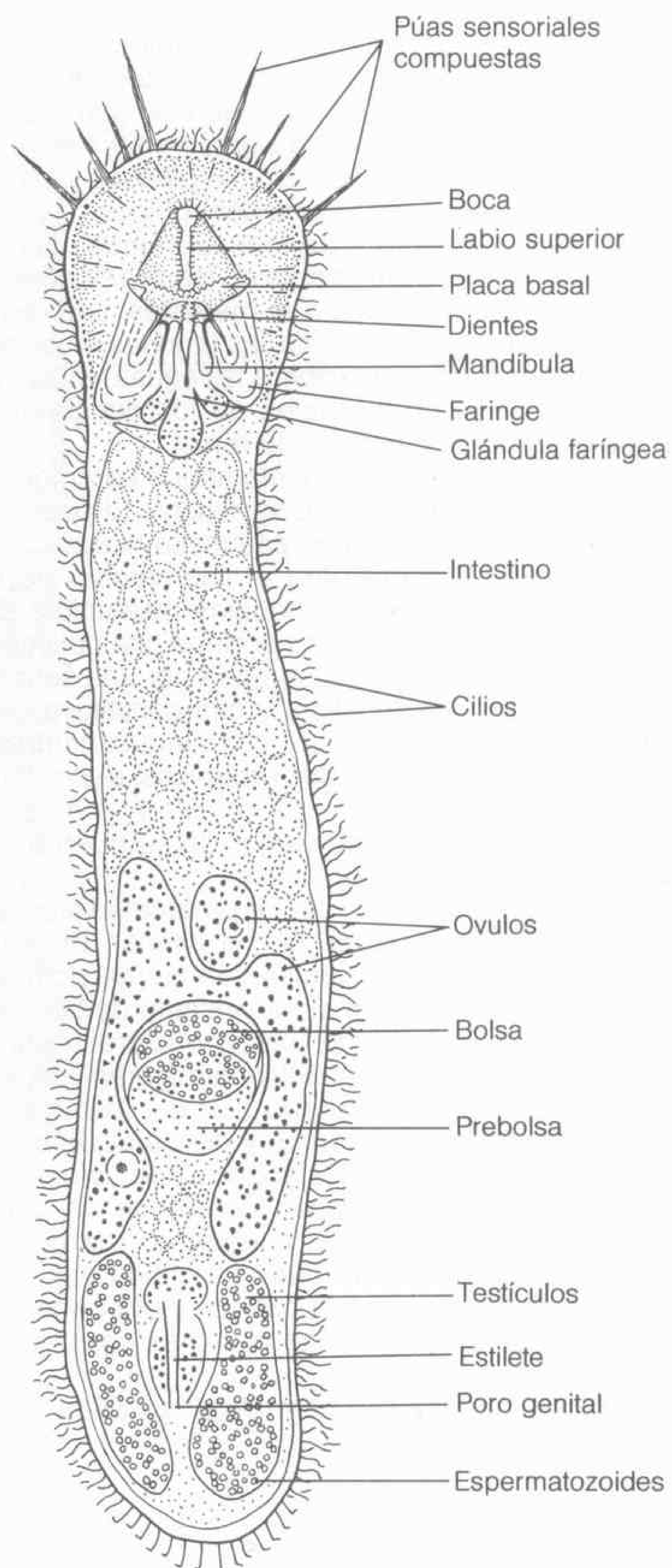
Unos famosos fósiles llamados conodontes podrían ser los restos de las partes duras de los antiguos gnatostomúlidos. Son fósiles semejantes a dientes y se encuentran en pizarras negras, de grano fino, depositadas bajo condiciones anaerobias desde finales del Cámbrico hasta finales del Triásico (desde hace unos 500 millones de años hasta hace unos 200 millones de años). Se supone que los conodontes eran utilizados para romper hifas fúngicas o filamentos algales. No obstante, las placas basales de los gnatostomúlidos actuales difieren de los conodontes en que están compuestas por un material orgánico resistente en lugar de ser de fosfato cálcico.



Un adulto de *Problognathia minima.* Estos organismos se deslizan entre los granos de arena en la zona intermareal y en las aguas profundas frente a las costas de las islas Bermudas. MO (contraste de fase), barra de referencia = 0,1 mm. (Fotografía por cortesía de W. Sterrer *Trans. Am. Micro. Soc.* 93, 357-367; dibujo de L. Meszoly; información de W. Sterrer.)







# A-9 Gastrotricos

Del griego *gaster*, estómago; *thrix*, cabello.

*Chaetonotus*
*Dactylopodola*
*Lepidodermella*
*Macrodasys*
*Tetranchyroderma*
*Turbanella*
*Urodasys*

---

Los gastrotricos son animales de tipo vermicular, transparentes, con simetría bilateral y una cabeza bilobulada. Son de vida libre. De sus lados, especialmente del extremo posterior, surgen de 2 a 250 tubos adherentes que son utilizados para asirse a la vegetación u otras superficies. Sus cuerpos son planos y no segmentados; su tamaño varía entre 0,05 mm y 4 mm de longitud. Normalmente, su dorso y lados son espinosos y escamosos.

Se conocen unas 400 especies de gastrotricos. Son abundantes en los ambientes acuáticos de todo el mundo. Las especies marinas se localizan preferentemente en las superficies coralinas o en las regiones intermareales o sumergidas. Los gastrotricos de agua dulce prefieren las turberas, las lagunas musgosas y los estanques colmatados de vegetación, a las aguas limpias y cristalinas. Pueden ser vistos en las hojas de los nenúfares o en el envés de las hojas de las lentejas de agua.

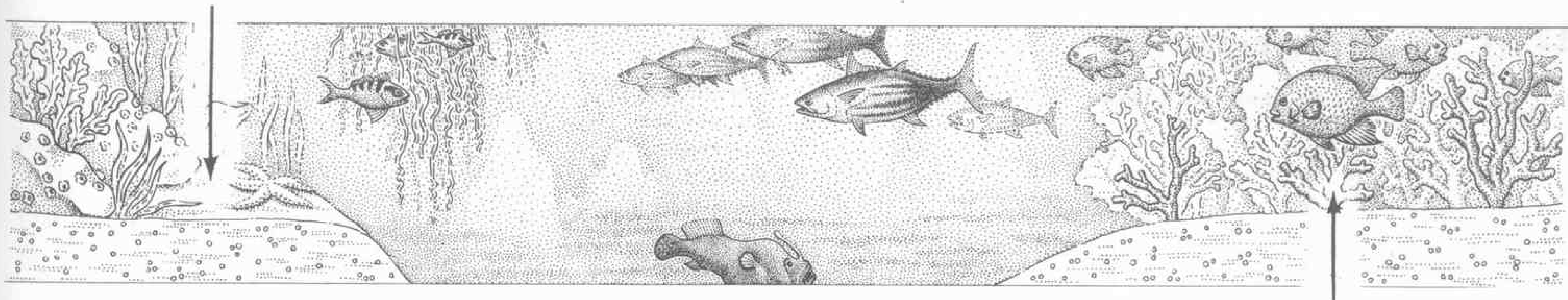
Los gastrotricos son animales acelomados carentes de órganos circulatorios, respiratorios y esqueléticos. El pseudoceloma está lleno de líquido y actúa como esqueleto hidráulico, proporcionando asimismo el medio para el intercambio de oxígeno, dióxido de carbono, alimento y productos residuales. El cuerpo de los gastrotricos se halla cubierto por una fina cutícula que no tiene quitina. La parte ventral está surcada por una serie de cilios dispuestos de modo característico, y ello constituye un criterio importante para su clasificación. Los cilios inducen unas corrientes que arrastran el alimento (restos orgánicos, algas, foraminíferos [Phylum Pr-17], diatomeas [Phylum Pr-11]) a la boca. El alimento es conducido hacia el interior de su cuerpo por unos cilios situados en su musculosa faringe.

Algunos gastrotricos tienen un par de protonefridios, rudimentarios túbulos excretores cerrados por el interior. En el extremo cerrado se encuentran unas células flamígeras portadoras de cilios vibrátiles que contribuyen al movimiento de las sustancias de desecho y a su expulsión por un poro excretor ventral. Los gastrotricos marinos no tienen células flamígeras. Unos músculos circulares que rodean el cuerpo son los responsables del movimiento de los tubos adherentes y de las espinas, mientras que unos músculos longitudinales son los que dirigen al animal cuando nada. Su sistema nervioso consta de un cerebro de considerable tamaño (rodea a la faringe), un par de cordones nerviosos longitudinales y unas púas sensibles con grupos de cilios sensitivos situadas sobre la cabeza y el tronco. A ambos lados del cerebro se aprecian unas manchas rojas que podrían ser fotorreceptores.

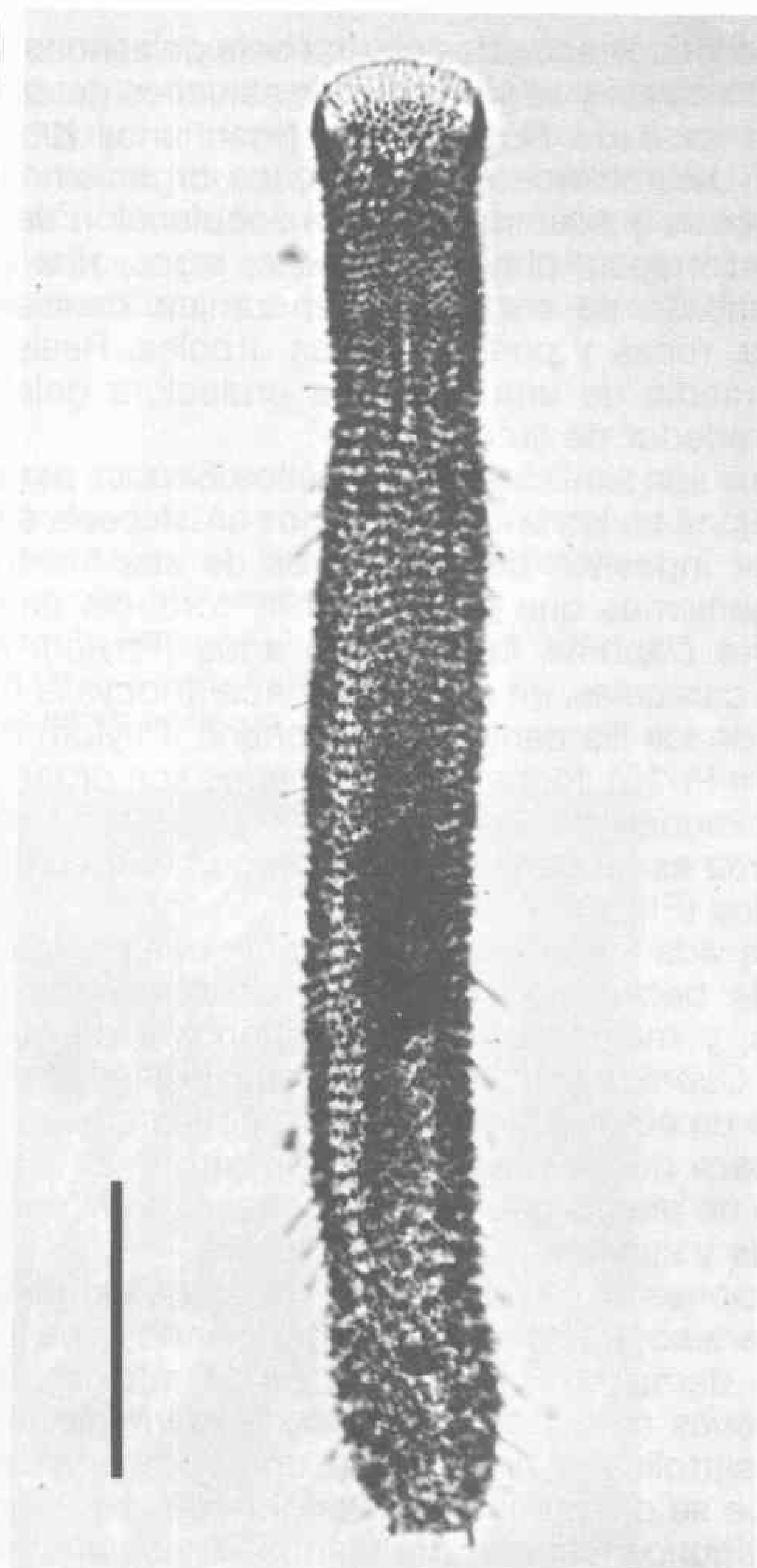
Los gastrotricos marinos son hermafroditas. En la mayoría de las especies, los individuos producen alternativamente óvulos o espermatozoides, aunque no en la misma gónada; es decir, son protándricos. Por ejemplo, en *Dactylopodola* y *Urodasys,* unos individuos que actúan como machos introducen unas espermátidas (paquetes de espermatozoides) en otros que hacen el papel de hembras. El final del conducto del esperma hace las funciones de un pene en la transferencia de los espermatozoides. En las especies dulceacuícolas, los machos se hallan ausentes y las hembras se reproducen partenogenéticamente. La especie *Lepidodermella squammata* es una excepción, puesto que en algunos individuos que contienen óvulos, se han encontrado también unos espermatozoides de forma cilíndrica. Las hembras de los gastrotricos no son muy prolíficas. Pueden poner de uno a cinco huevos en toda una vida, huevos que son depositados sobre algas, esqueletos abandonados o guijarros. Cuando un huevo entra en contacto con el agua, se forma un caparazón protector. Los gastrotricos de agua dulce producen dos tipos de huevos. Los de un tipo se hallan modificados para resistir condiciones duras: han de haberse secado, congelado o haber sido expuestos a altas temperaturas antes de que se puedan desarrollar. Los del otro tipo son de paredes delgadas y empiezan la división celular tan pronto como han sido depositados. No hay fases larvarias; los individuos adultos y los jóvenes tienen la misma morfología.

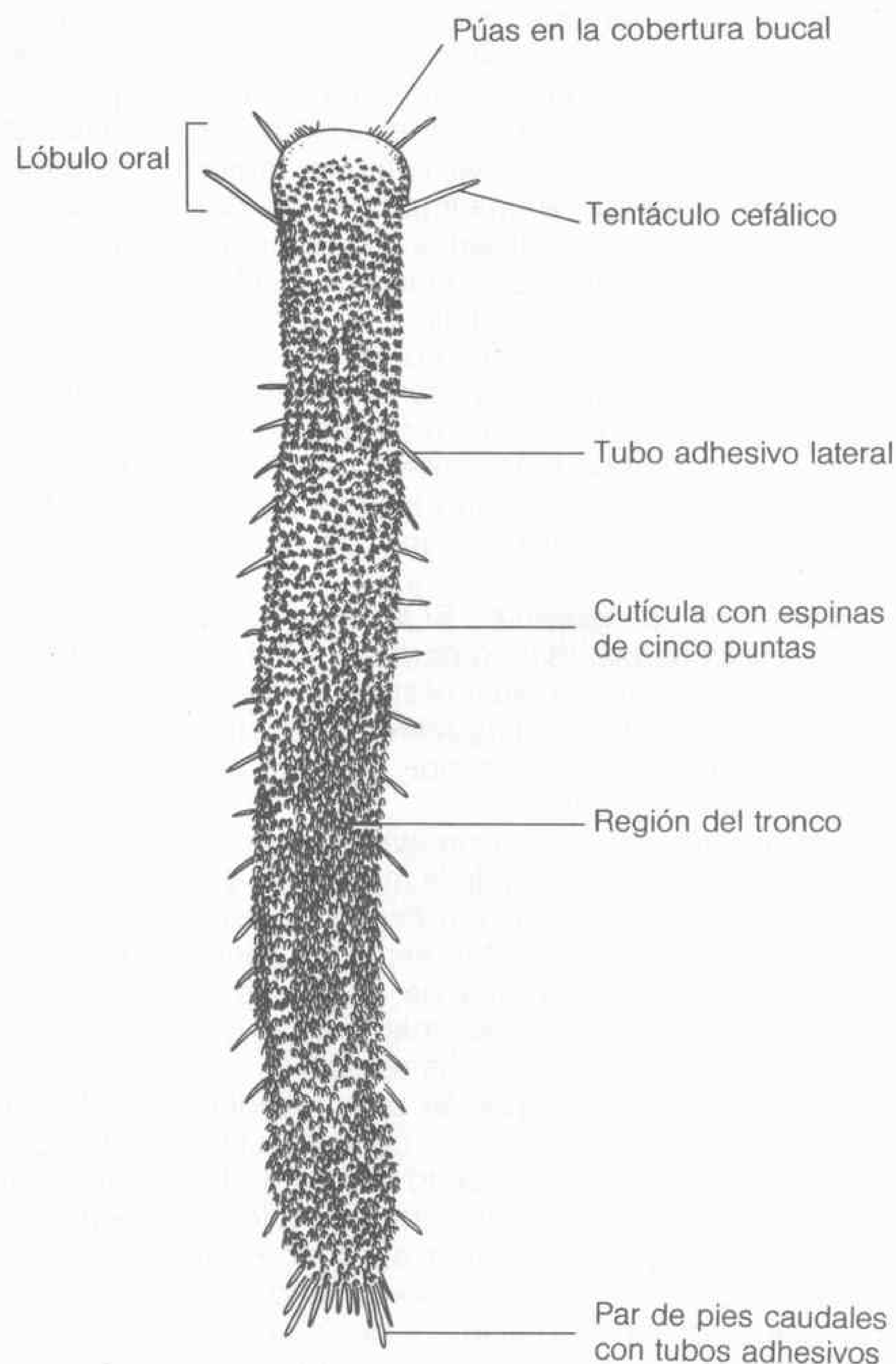
Los gastrotricos no tienen una importancia directa para el hombre. Sirven de alimento a las amebas (Phylum Pr-3), hidras (Phylum A-3), platelmintos turbelarios (Phylum A-6), insectos y crustáceos (Phylum A-27) y anélidos (Phylum A-23) en las redes tróficas acuáticas.

Se cree que los gastrotricos están relacionados con otros invertebrados acelomados (del Phylum A-9 al A-15) debido a que retienen el blastocele embriónico como cavidad corporal del adulto. Características como su forma corporal, su musculatura y sus protonefridios con células flamígeras los acercan a los rotíferos (Phylum A-10); sin embargo, a diferencia de los rotíferos, los gastrotricos no tienen una corona ciliada. Probablemente los gastrotricos están más directamente relacionados con los nematodos (Phylum A-14). Ambos *phyla* tienen cutículas ornamentadas, sistemas digestivos completos, una faringe muscular y tubos adherentes. En ambos casos, la sección transversal del intestino es de forma triangular. Los platelmintos turbelarios también tienen algún parecido con los gastrotricos. Ambos se deslizan por medio de cilios, son hermafroditas, digieren intracelularmente el alimento, y tienen protonefridios y órganos sensitivos en forma de cavidades ciliadas en los lados de la cabeza.










Un adulto vivo de *Tetranchyroderma* obtenido de una playa de Nueva Inglaterra. Los tubos adhesivos segregan unas sustancias que fijan temporalmente el organismo al sustrato arenoso en la zona intermareal. MO, barra de referencia = 0,1 mm. (Fotografía por cortesía de W. Hummon: dibujo de I. Atema; información de W. Hummon.)

# A-10 Rotíferos

Del latín *rota*, rueda; *ferre*, llevar.

*Albertia*
*Brachionus*
*Chromogaster*
*Conochilus*
*Cupelopagis*
*Embata*
*Euchlanis*
*Floscularia*
*Notommata*
*Philodina*
*Proales*
*Seison*
*Synchaeta*

Los rotíferos son animales muy comunes en los ecosistemas acuáticos. Su nombre deriva de la corona ciliada que envuelve su cabeza y que por el movimiento de los cilios adquiere la apariencia de una rueda en rápida rotación. Los rotíferos tienen unas mandíbulas complejas que pueden ser vistas en su rápido movimiento de trituración con la ayuda de una lupa manual. Sus cuerpos tienen simetría bilateral y están cubiertos por una capa externa de quitina que recibe el nombre de lóriga. En muchas especies, la lóriga puede plegarse como un catalejo. La forma de sus cuerpos varía entre la esférica y la cilíndrica o atrompetada. Algunos rotíferos de vida libre, por ejemplo *Brachionus,* tienen espinas que favorecen la flotación y unos pedicelos sujetadores de los huevos, los cuales son transportados externamente. En algunos casos, los cilios de la corona se hallan fusionados formando tentáculos o estructuras de tipo placa, o incluso pueden hallarse totalmente ausentes.

Normalmente, los rotíferos son transparentes. Si algunos muestran coloraciones verdes, anaranjadas, rojas o pardas se debe a la existencia de alimento coloreado en su intestino, alimento observable a través de su pared corporal. Los rotíferos constituyen uno de los grupos de animales de menor tamaño, con longitudes desde 0,04 mm hasta 2,0 mm.

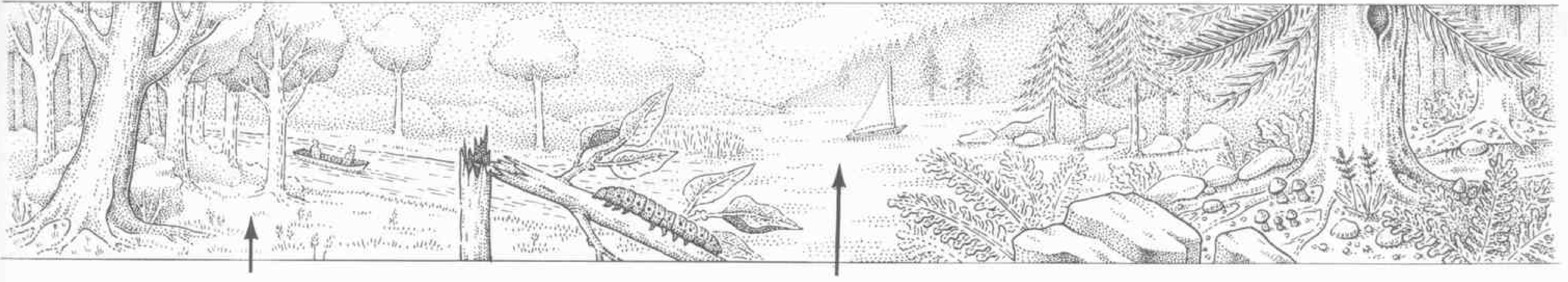
Los rotíferos carecen de sistema sanguíneo circulatorio, y respiran a través de su superficie corporal. Detrás de la mandíbula y la boca está el mástax, una faringe muscular que contiene varias partes rígidas llamadas *trophi,* que en distintas especies tienen una función de bombeo, trituración o captura de partículas. El alimento pasa a través del mástax hacia el estómago, en el que unas glándulas gástricas segregan unos enzimas digestivos. Los residuos disueltos son recogidos por un par de protonefridios, túbulos enrollados que drenan en una vesícula o en el intestino. El flujo se mantiene gracias al rápido movimiento vibrátil de los cilios de las células flamígeras. Los músculos de los rotíferos, más que estar ordenados en capas, se hallan agrupados en algunos haces dispersos. El cerebro, de pequeño tamaño, está situado en posición dorsal respecto al mástax, y de él surgen pares de nervios que se extienden hacia el extremo posterior. Los rotíferos tienen manchas oculares. *Asplachna brightwelli* tiene unos fotorreceptores que contienen varias membranas dispuestas como las hojas de una col, pero que no están formados por cilios como los de los vertebrados. Los fotorreceptores de *Euchlanis* contienen lentes.

Se han descrito unas 2000 especies de rotíferos, de los que una quinta parte son marinos. La mayoría son individuos de vida libre, aunque *Conchilus* forma una colonia giratoria de cerca de un centenar de individuos anclados en una bola gelatinosa. Otras especies son sedentarias y segregan unos estuches gelatinosos que, como en el caso de *Floscularia,* forman unos tubos de delicada belleza. Los rotíferos son, quizá, los organismos más comunes, abundantes y cosmopolitas del zooplancton de agua dulce. Viven en ciénagas, playas arenosas, lagos, ríos y fangos glaciales. También se encuentran en zanjas, canales, cojinetes musgosos, rocas y corteza de los árboles. Resisten la desecación por medio de una envoltura protectora gelatinosa que segregan alrededor de su cuerpo.

Algunos rotíferos son simbiontes o parásitos. *Seison,* por ejemplo, vive a costa ajena en las branquias de los crustáceos, alimentándose tanto por ingestión de los huevos de sus huéspedes como de los organismos que obtiene de la corriente de agua. *Proales* vive sobre *Daphnia,* la pulga de agua (Phylum A-27), sobre huevos de caracoles, en el heliozoo *Acanthocystis* Pr-16), en los extremos de los filamentos de *Vaucheria* (Phylum Pr-9) y en *Volvox* (Phylum Pr-15); todos sus huéspedes son organismos abundantes y comunes de los estanques y lagos. El rotífero vermiforme *Albertia* es un parásito obligado que vive en el celoma de los anélidos (Phylum A-23).

Los rotíferos de vida libre tienen típicamente una dieta amplia, alimentándose de bacterias, protoctistas, otros rotíferos y animales pequeños, y materia orgánica suspendida en el agua. El rotífero sésil *Cupelopagis* captura a sus presas protoctistas por medio de un embudo retráctil. *Chromogaster* está especializado en la caza de dinoflagelados (Phylum Pr-2). Tiene un mástax en forma de pinzas que se clava y penetra en la teca de los dinoflagelados y succiona su contenido.

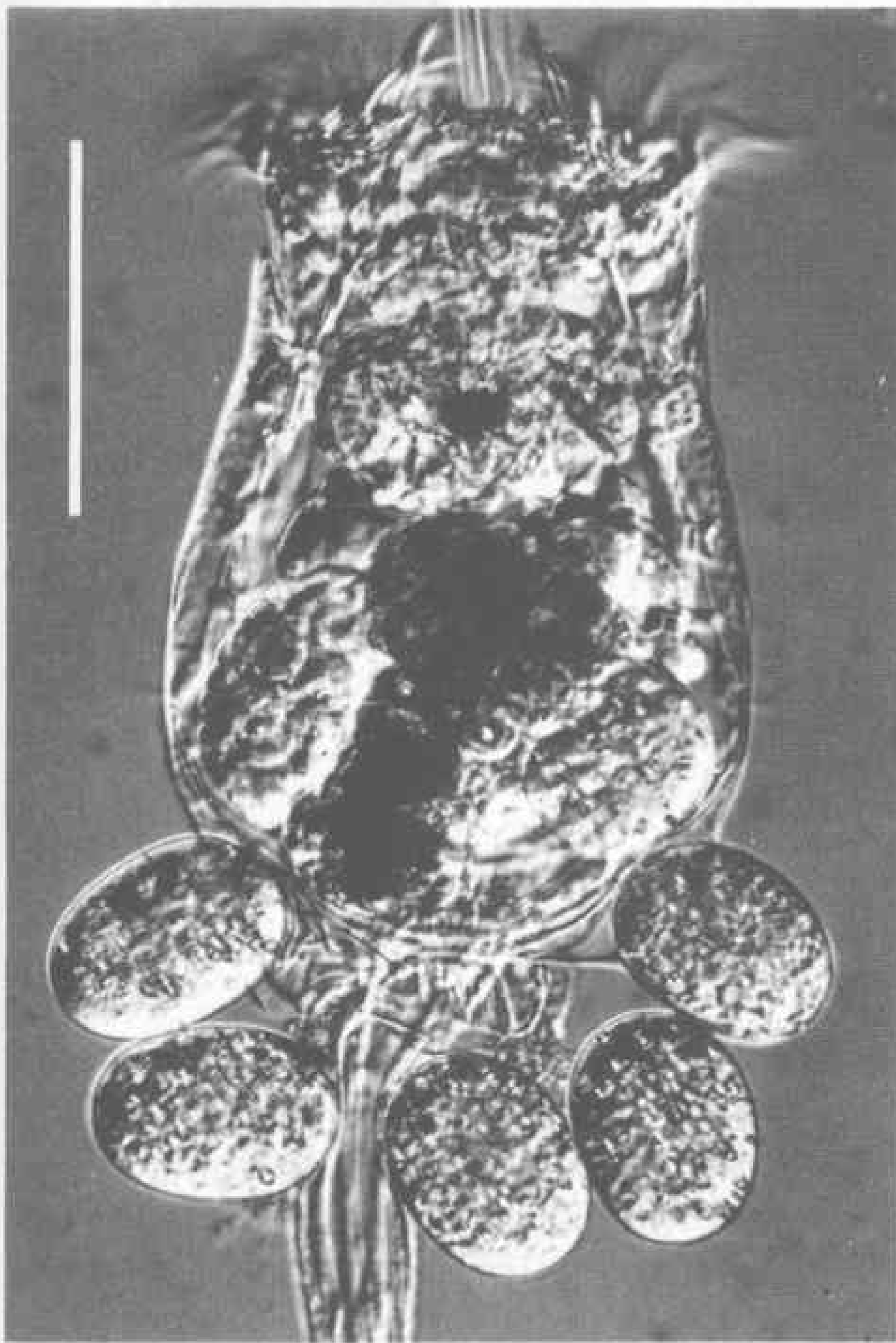
Muchas poblaciones de rotíferos sólo constan de hembras que se reproducen partenogenéticamente, produciendo unos huevos que únicamente darán otras hembras. En la mayoría de las especies, los huevos maduran en un ovario (germinario) y los embriones se desarrollan en el interior de una estructura llamada vitelario, de la que se desprenden posteriormente, separándose de sus madres. Algunos rotíferos, por ejemplo *Brachionus,* llevan sus huevos a cuestas cogidos a unos filamentos externos. Muchas especies producen dos tipos de huevos: un tipo, el más normal, está constituido por huevos diploides que, sin fertilización, producen hembras adultas; el otro tipo, de huevos haploides, se forma cuando los estanques se secan. Si no son fertilizados, estos huevos dan nacimiento a pequeños y degenerados machos. Estos machos, aunque son incapaces incluso de alimentarse a sí mismos, pueden producir espermatozoides y fertilizar a otros huevos haploides. Los machos producen dos tipos distintos



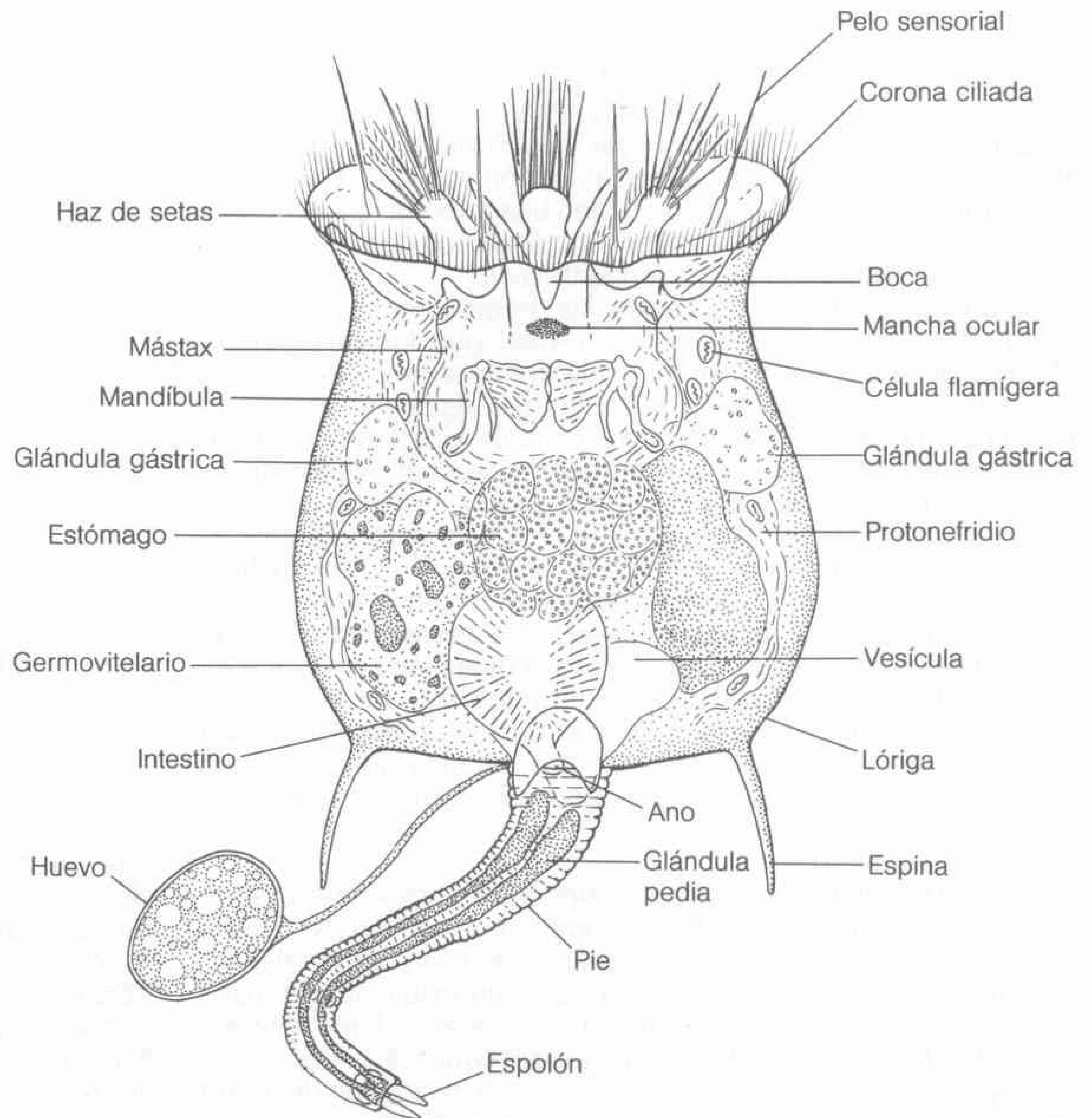
de esperma: espermatozoides normales que fertilizan al huevo después de penetrar a través de la pared corporal de la hembra; y corpúsculos en forma cilíndrica que, son considerados como un refuerzo de los espermatozoides normales. El producto de la fertilización es un huevo de grueso caparazón, huevo llamado de «invierno» o de «reposo». En la primavera se abren para dar rotíferos hembras que producen, sin intercambio sexual con los machos, de veinte a cuarenta generaciones de hembras al año.

En los ecosistemas dulceacuícolas, los rotíferos son una fuente importante de alimento para los otros animales. También contribuyen a la descomposición de material edáfico. Probablemente evolucionaron a partir de antecesores ciliados y con simetría bilateral de tipo platelminto. Ello se deduce de la semejanza de su faringe, cilios y células flamígeras con las de los platelmintos.

*Brachionus calyciflorus*, un ejemplar vivo de un rotífero hembra. Los huevos se mantienen fijados mediante unos finos filamentos hasta que eclosionan. MO (contraste de fase) barra de referencia = 0,1 mm. (Fotografía por cortesía de J. J. Gilbert; dibujo de L. Meszoly; información de J. J. Gilbert.)







# A-11 Quinorrincos

Del griego *kinein*, moverse: *rynchos*, trompa.

*Campyloderes*
*Caterla*
*Centroderes*
*Echinoderes*
*Pycnophyes*
*Semnoderes*
*Trachydemus*

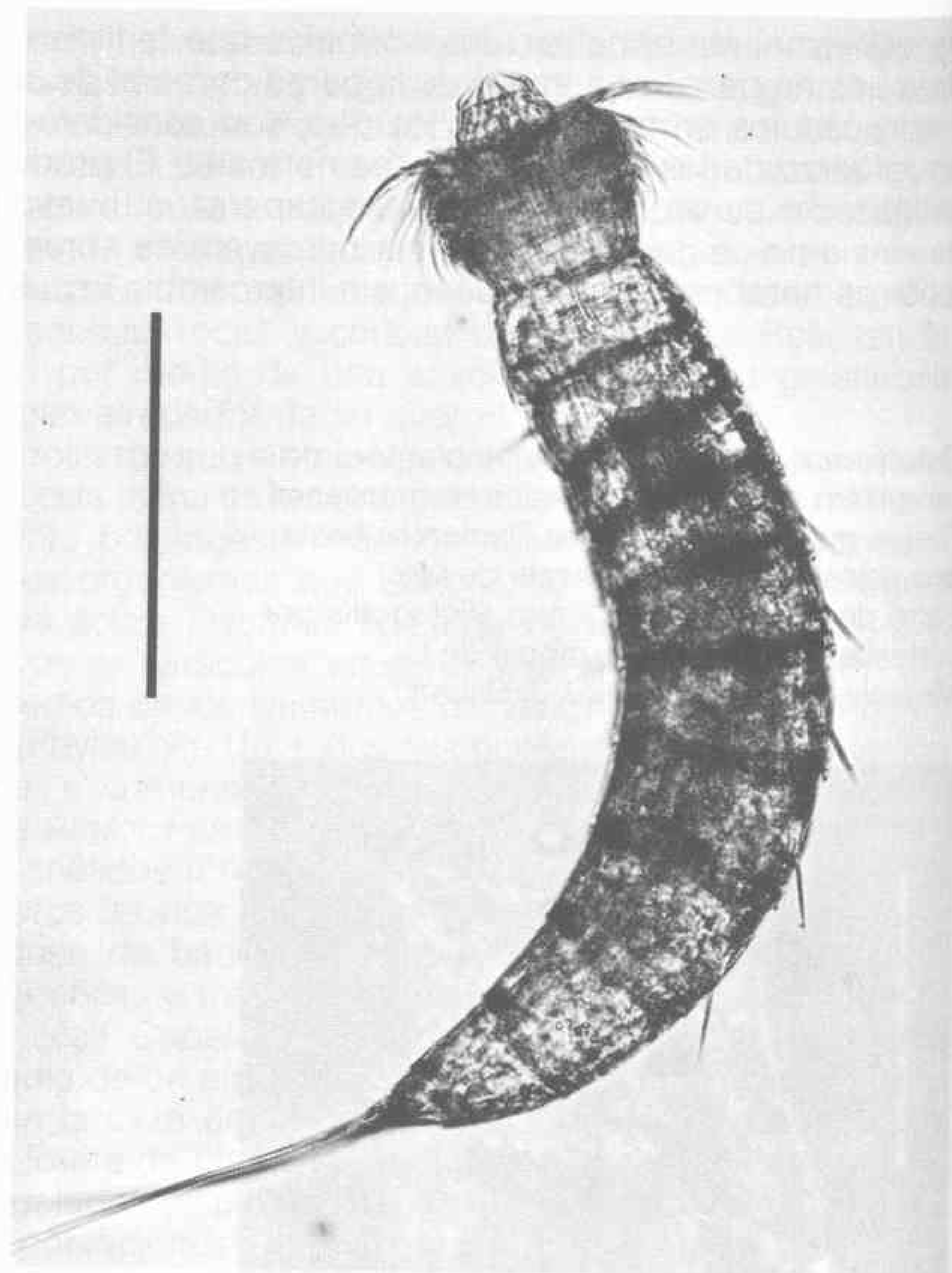
Los quinorrincos son organismos pseudocelomados de tipo vermicular, pequeño tamaño y vida libre que se encuentran exclusivamente en hábitats marinos. Su nombre proviene de su modo de locomoción: se dan impulso por medio de su trompa. La mayoría de ellos tienen longitudes inferiores a 1 mm. Los organismos adultos tienen una cabeza espinosa, un cuello, y el tronco dividido en once o doce segmentos. En sección transversal sus cuerpos son típicamente triangulares. Tanto la cabeza sola, como el cuello juntamente con la cabeza pueden retraerse hacia el interior del tronco, que está cubierto de placas rígidas. La cutícula entre las placas es muy flexible y, en la posición retraída, las placas pueden cerrarse sobre el cuello y la cabeza. Las placas dorsales llevan espinas móviles de inserción central o lateral.

Los quinorrincos viven en los fondos lodosos costeros que quedan entre el nivel de pleamar y bajamar. Han aparecido en muestras del mar Negro, del mar del Norte, del canal de la Mancha, en Norteamérica, Zanzíbar, Japón, las islas Canarias y la Antártida. Los quinorrincos no tienen una importancia económica directa, pero, como otros organismos marinos de tipo vermicular, son un eslabón de las cadenas tróficas.

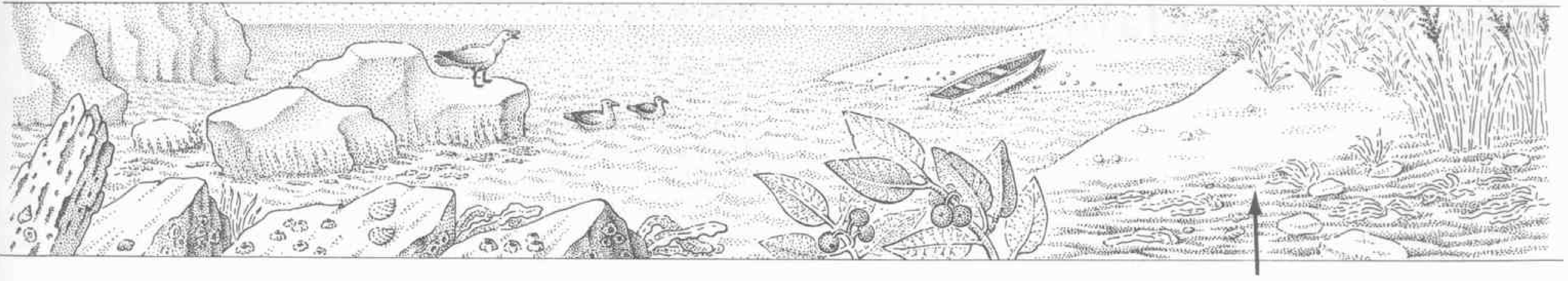
Se conocen cerca de 100 especies de quinorrincos, la mayor parte de color pardoamarillento. Al igual que los gastrotricos, el fluido de la cavidad corporal actúa como órgano respiratorio, circulatorio y esquelético. La cutícula, no ciliada, no está compuesta por células. Los quinorrincos no nadan; avanzan enterrándose en el lodo. El fluido corporal es forzado al interior de su cabeza espinosa y la cabeza se extiende y se fija al sustrato; luego, cuando ésta se retrae, arrastra el tronco hacia adelante. El alimento, constituido por diatomeas (Phylum Pr-11) y materia orgánica, es succionado por una faringe musculosa, en forma de tonel, a través de la que debe discurrir antes de entrar en un tracto digestivo completo. Se cree que la digestión se efectúa en la primera parte del tracto digestivo. El ano está en el extremo posterior del tronco. La excreción y el balance hídrico se hallan regulados por un par de protonefridios, túbulos que contienen células ciliadas. Estos túbulos recogen las sustancias residuales disueltas y las excretan al exterior a través de una abertura en el onceavo fragmento.

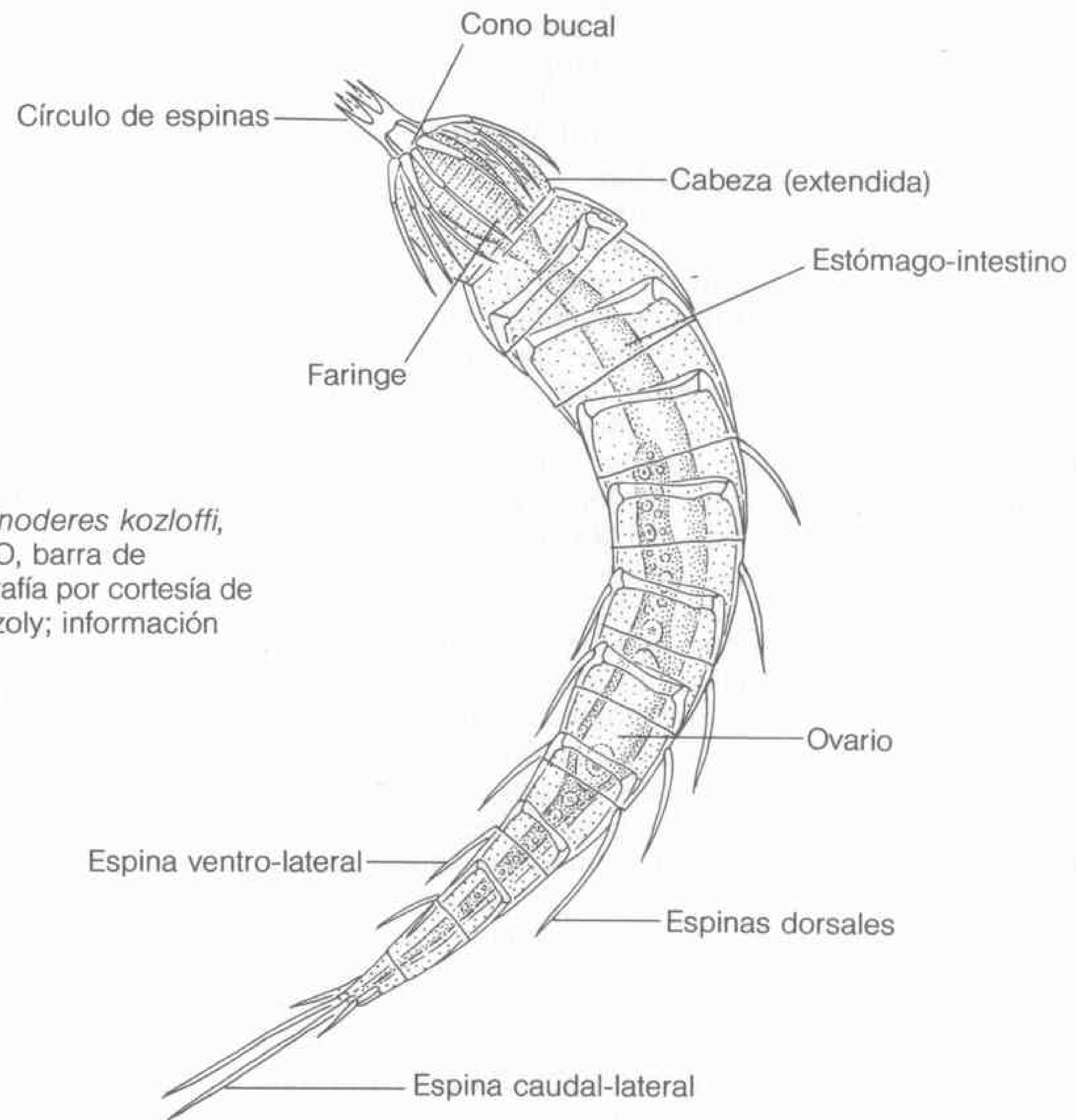
El sistema nervioso de los quinorrincos se compone de varias estructuras. La faringe se halla rodeada por un anillo nervioso y la parte ventral del cuerpo está surcada por un único cordón nervioso. También tienen grupos esparcidos de ganglios, púas sensitivas y, en algunas especies, ocelos rojos, órganos fotosensitivos parecidos a ojos que se sitúan detrás del cono de la boca.

Los sexos se hallan separados, pero no se distinguen de modo obvio por caracteres externos. Los machos tienen un par de testículos; las hembras, un par de ovarios. Estas gónadas se abren al exterior por medio de un conducto llamado gonoducto que desemboca en el último segmento terminal. El ovario es sincitial y contiene, por una parte, núcleos germinales que sufren meiosis para formar óvulos y, por otra, unos núcleos nutritivos no directamente involucrados en la reproducción. Aunque no se ha observado un estado de copulación, se presume que su reproducción es de tipo sexual. Los huevos fertilizados, que se desarrollan externamente, han sido vistos en el interior de cutículas abandonadas. Las larvas difieren de los adultos en que carecen de cabeza espinosa y de tracto digestivo completo. La cutícula larval sufre como mínimo cinco mudas sucesivas a medida que el individuo va desarrollándose.










Un quinorrinco adulto, *Echinoderes kozloffi*, con la cabeza extendida. MO, barra de referencia = 0,1 mm. (Fotografía por cortesía de E. Kozloff; dibujo de L. Meszoly; información de E. Kozloff.)

Debido a que no se conocen quinorrincos fósiles, su evolución debe ser reconstruida por comparación con los demás organismos vivos. Los quinorrincos se parecen a los rotíferos, gastrotricos y nematodos en aspectos tales como la presencia de protonefridios, la proximidad del sistema nervioso y la epidermis, la presencia de tubos adherentes (la glándula pedia de los rotíferos y la glándula caudal de los nematodos) y la existencia de espículas copulatorias. Normalmente, el cuerpo de los quinorrincos se bifurca en su extremo final. Esta característica, junto con su cutícula espinosa, los acerca a los gastrotricos. Debido a que no tienen músculos circulares, los quinorrincos se asemejan a los nematodos (Phylum A-14). La segmentación de la cutícula de los quinorrincos se parece superficialmente a la de los artrópodos (Phylum A-27); no obstante, no hay una segmentación interna concomitante, que en el caso de los artrópodos incluye a las estructuras mesodérmicas. Así pues, la semejanza externa entre los quinorrincos y los artrópodos se debe a una convergencia evolutiva. Considerados todos estos factores, lo más probable es que los quinorrincos, como otros pseudocelomados (del Phylum A-9 al A-15), desciendan de platelmintos de vida libre.

# A-12 Acantocéfalos

Del griego *akantha*, espina; *kephale*, cabeza.

*Acanthocephalus*
*Acanthogyrus*
*Echinorhynchus*
*Gigantorhynchus*
*Leptorhynchoides*
*Macracanthorhynchus*
*Moniliformis*
*Neoechinorhynchus*
*Polymorphus*

Todos los acantocéfalos son gusanos parásitos intestinales de los vertebrados (Phylum A-32), especialmente de vertebrados carnívoros. Su cuerpo presenta simetría bilateral y no está segmentado, o sólo lo está superficialmente (sus sistemas de órganos internos nunca están segmentados). Tienen una probóscide espinosa extensible, que es de forma cilíndrica o globular. El gusano se adhiere a las paredes del intestino de su huésped por medio de unas espinas que recubren la probóscide. En algunas especies, también el cuerpo tiene espinas.

Se han descrito más de 600 especies de acantocéfalos. Las hembras adultas tienen normalmente una longitud de 2 cm (aunque algunas no sobrepasan 1 mm de longitud, y la mayor de ellas supera 1 metro de longitud). Los machos tienden a ser menores que las hembras de la misma especie. Los acantocéfalos pueden tener la superficie externa lisa o rugosa, y unas coloraciones blancas, amarillas, anaranjadas o rojizas.

Los acantocéfalos viven en los suelos y en aguas dulces o saladas de casi cualquier parte del mundo, según sea el hábitat de sus huéspedes. Pocas veces pueden ser vistos, debido a que en su ciclo vital no hay estadios de vida libre, pero un solo animal huésped puede contener varios centenares de ellos. Han sido citados en peces, tortugas, serpientes, anfibios, pájaros y mamíferos de diversos tipos como insectívoros, perros, hienas, ardillas, musarañas, topillos, ratas, cerdos, delfines y ballenas.

Los sexos están separados y la reproducción siempre es sexual. La hembra produce óvulos en unas bolsas ováricas que, o bien están fijas en situación posterior a la probóscide o bien están sueltas en la cavidad corporal. Los machos tienen un par de testículos que están conectados con un pene por medio de unos conductos espermáticos. Los gusanos adultos maduran en el interior de su huésped vertebrado, donde realizan la cópula. Durante ésta, el líquido seminal de la bolsa de Saefftigen es inyectado en la pared de una estructura masculina llamada bursa, que entonces se evagina. La bursa sostiene a la hembra mientras el esperma es expulsado por el pene hacia el interior de su vagina. Juntamente con el esperma salen también unas secreciones de una glándula cementadora. La función de esta secreción es obturar el extremo posterior de la hembra para evitar una pérdida de esperma. Tanto la fertilización como el desarrollo embrionario ocurren en el interior de la hembra.

Después de las distintas fases embrionarias, desaparecen las membranas celulares de la larva y la mayoría de tejidos, excepto las gónadas, se vuelven sincitiales. A través de un gonoporo, la hembra expulsa unas larvas protegidas por un caparazón que reciben el nombre de *acanthors* al intestino de su huésped, quien, a su vez, las expulsa con las heces. Del suelo o del agua pasan a huéspedes intermediarios, normalmente artrópodos, por ejemplo cucarachas, coleópteros, crustáceos acuáticos (Phylum A-27) o moluscos, por ejemplo caracoles (Phylum A-19). Los *acanthors* pasan a un segundo estadio larval, el de la larva acantela, que crece y se desarrolla en el huésped intermediario.

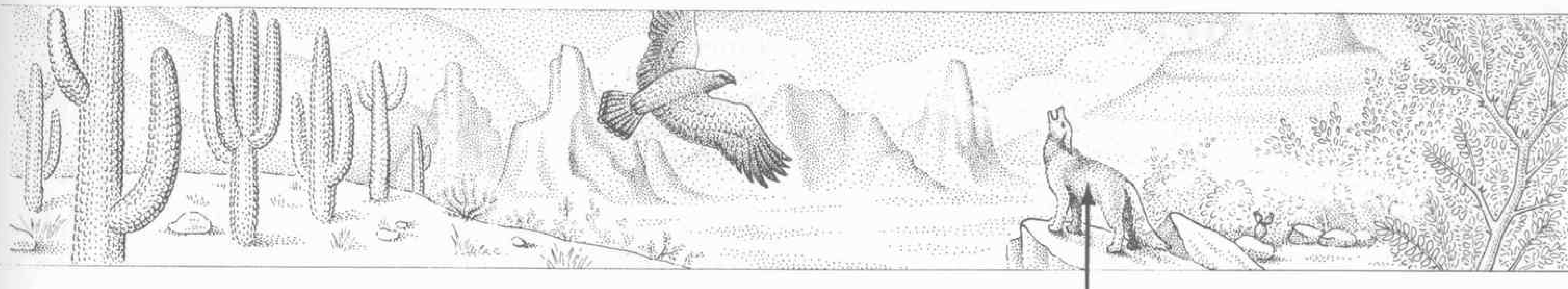


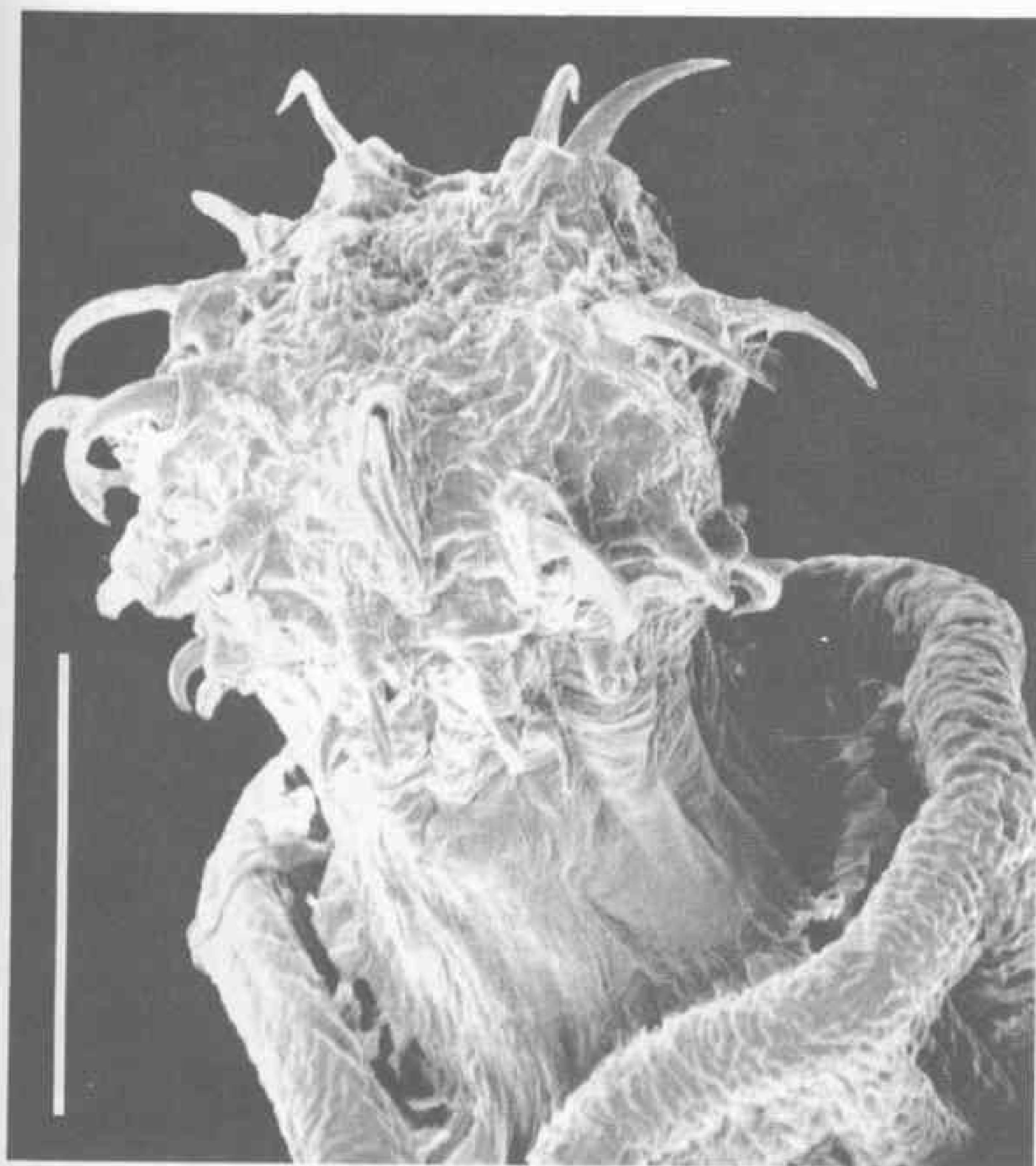


**A** Un ejemplar joven de *Leptorhynchoides thecatus,* un acantocéfalo parásito del intestino del róbalo americano, *Micropterus salmoides.* MO (animal fijado y teñido), barra de referencia = 1 mm. (Cortesía de S. C. Buckner.)

Su desarrollo se interrumpe justo antes de la madurez y la acantela pasa a un estado de reposo formando un quiste llamado acantoquiste. Estos organismos huéspedes intermediarios son, frecuentemente, presa de otros invertebrados. Así, las larvas de los acantocéfalos son transmitidas a dos o tres huéspedes invertebrados en cuya pared intestinal se incrustan y se enquistan, pero no sufren un desarrollo posterior. En estos huéspedes intermediarios, llamados huéspedes de transporte, los acantocéfalos no pueden terminar su desarrollo llegando a la madurez, pero mantienen su capacidad infectiva.

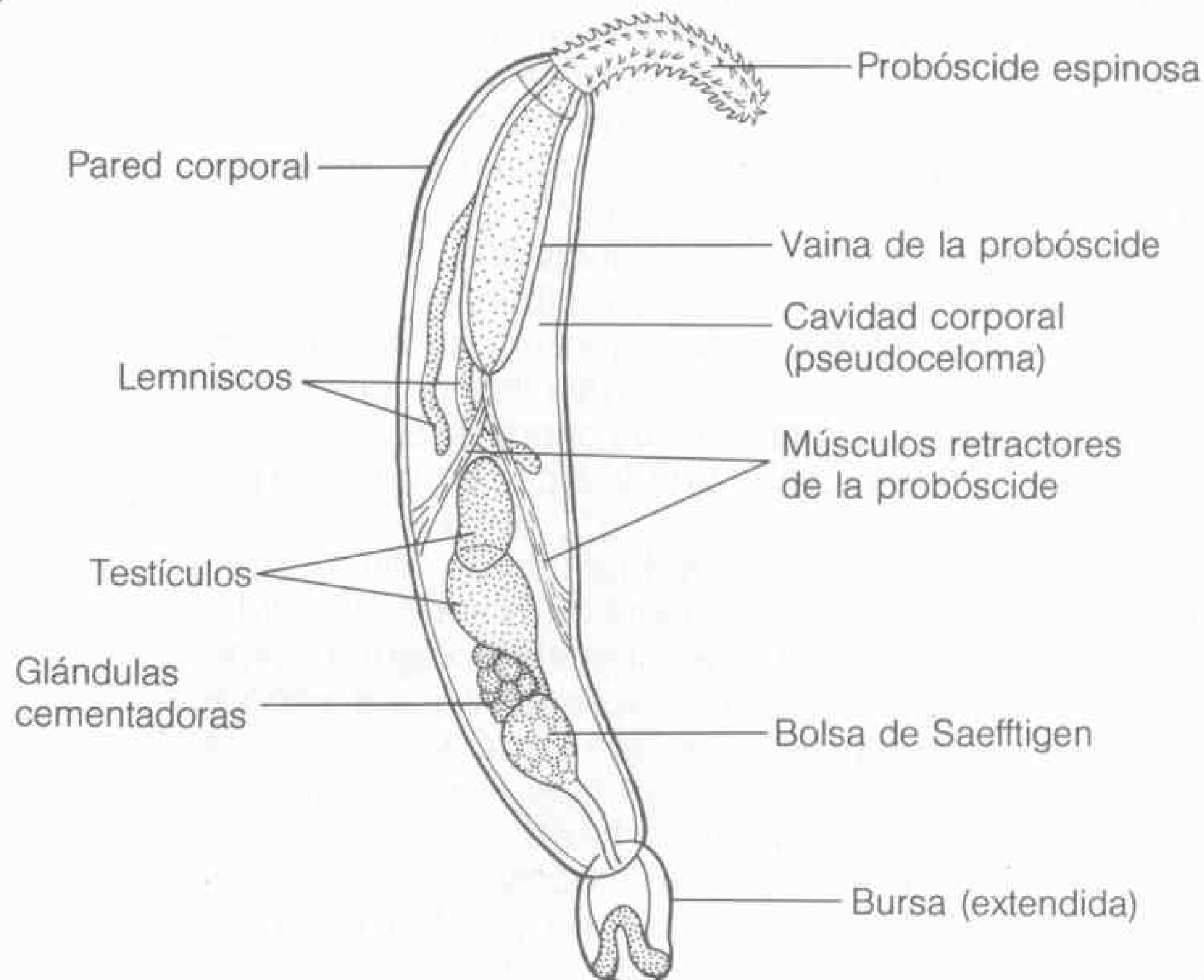
Tanto adultos como larvas carecen de órganos circulatorios, digestivos y respiratorios. Su modo de nutrición es poco conoci-





**B** Larva de *Macracanthorhynchus hirudinaceus* mostrando su probóscide extendida. Los ganchos se usan para penetrar en los tejidos de los escarabajos huéspedes del gusano. MEB, barra de referencia = 0,4 mm. [Cortesía de T. T. Dunagan, *Trans. Am. Micro. Soc.*, 90 (1969), 331.]






**C** Macho joven de *Leptorhynchoides thecatus.* (Dibujo de L. Meszoly; información de B. Nikol.)

do, probablemente absorben el alimento digerido por su huésped a través de su fina cutícula y luego distribuyen los nutrientes por su cuerpo mediante unos canales que no se abren ni al exterior ni a su cavidad visceral. Sus órganos excretores consisten en unas células flamígeras ciliadas, situadas en unos tubos captadores. En los machos, la orina drena en el conducto espermático, mientras que en las hembras drena en el útero.

El sistema nervioso de los acantocéfalos es muy simple. Los nervios se extienden por los tejidos y tienen su origen en un ganglio cerebral ventral situado en la vaina de la probóscide. Los órganos reproductores tienen receptores táctiles, y hay una cavidad sensitiva en el extremo de la probóscide.

La capa más interna de la pared celular de los acantocéfalos contiene unos delgados músculos circulares y longitudinales. Cuando estos músculos contraen su cuerpo, la probóscide resulta evaginada por un aumento de presión hidrostática en los lemniscos, unas cavidades especiales llenas de líquidos. La retracción de la probóscide viene directamente controlada por los músculos. Las larvas se mueven por la contracción de unos músculos de la propia probóscide.

La cavidad corporal, más que un celoma verdadero, es un pseudoceloma, debido a que se forma a partir de la cavidad hueca de la blástula. El pseudoceloma no tiene una envoltura epitelial, llamada peritoneo, la cual se presenta siempre en los animales celomados.

Los acantocéfalos muestran pocos indicios de hallarse relacionados con otros *phyla.* No obstante, la ultraestructura de los espermatozoides, su pared corporal y sus músculos se asemejan a los de los rotíferos (Phylum A-10), gastrotricos (Phylum A-9), nematodos (Phylum A-14), quinorrincos (Phylum A-11), nematomorfos (Phylum A-15) y priapúlidos (Phylum A-20). Sin embargo, en otros muchos aspectos difieren de los miembros de estos *phyla,* por ejemplo se diferencian de los nematodos por tener una probóscide y carecer de intestino, tener músculos circulares en la pared corporal y órganos excretores ciliados y, finalmente, por sus especializados procesos reproductores y de desarrollo.

# A-13 Endoproctos

Del griego *entos*, interior; *proktos*, ano.

***Barentsia***
***Loxosoma***
***Loxosomella***
***Pedicellina***
***Pedicellinopsis***
***Urnatella***

Los endoproctos constituyen un grupo tan poco conocido de animales marinos que ni siquiera tienen un nombre común. La mayoría son sésiles y viven en colonias firmemente fijadas sobre rocas, espigones sumergidos, conchas u otros animales por medio de unos pedúnculos y unos discos basales. El extremo libre del pedúnculo está coronado por un círculo de tentáculos ciliados que pueden contraerse. El número de tentáculos oscila de 6 a 36, según la especie y la edad del individuo. Sus cuerpos, transparentes y débilmente coloreados, reciben el nombre de cálices. Algunos endoproctos se asemejan a los celenterados hidroideos (Phylum A-3) pero, a diferencia de ellos, no pueden retraer sus tentáculos hasta el interior de sus cuerpos. El animal entero (tentáculos, cáliz y pedúnculos) puede alcanzar unos 10 mm de longitud.

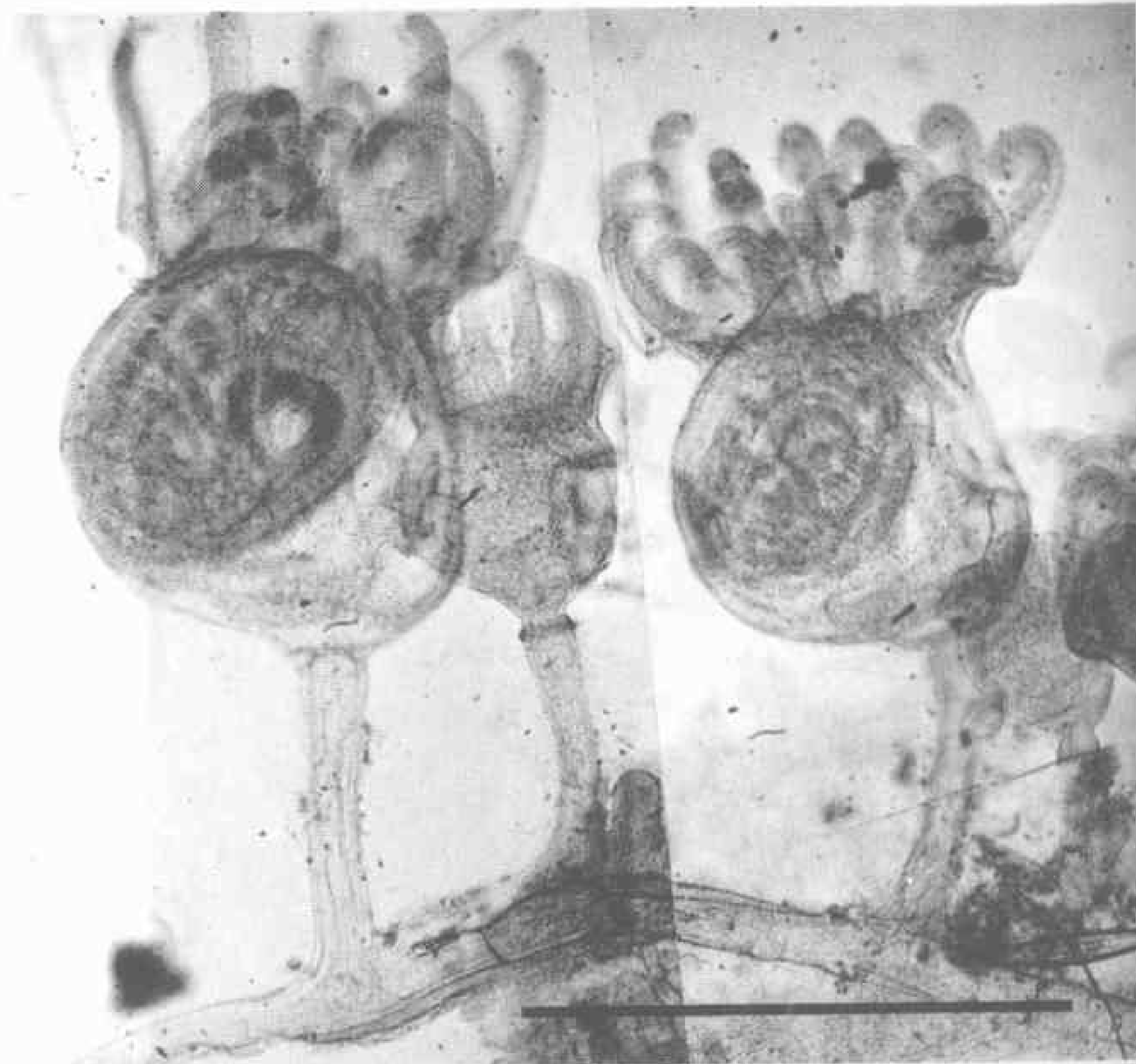
Se conocen cerca de 60 especies. Muchas de ellas forman grandes poblaciones en aguas marinas de poca profundidad donde aparecen como unas «praderas animales». Algunas especies son solitarias, como *Loxosomella davenportii,* una especie de las pocas entre los endoproctos dotada de movimiento en el estado adulto. Estos organismos avanzan a pequeños saltos con sus tentáculos apoyados sobre el disco basal. Los endoproctos se hallan ampliamente distribuidos en las costas de África, de Norteamérica y de Suramérica, Asia, Europa y el Ártico. La única especie de agua dulce, *Urnatella,* sólo se encuentra, y muy raramente, en dos zonas muy dispares: en la región oriental y centrooccidental de los Estados Unidos, y en la India.

Los endoproctos se alimentan de partículas suspendidas en el agua pero no las adquieren por filtración. Su sustento, formado por diatomeas (Phylum Pr-11), desmidioideas (Phylum Pr-14), otros organismos planctónicos y detritos, es capturado por los cilios de sus tentáculos, y transferido a la boca. A continuación, pasa por un tracto digestivo ciliado en forma de U, terminado por un ano. Los únicos músculos del cáliz son los esfínteres situados en las conjunciones de distintas partes del sistema digestivo.

Los endoproctos no tienen corazón ni sistema sanguíneo vascular. Los productos residuales, como el ácido úrico y la guanina, son vertidos al estómago a través de la superficie estomacal. Las sustancias residuales son recogidas por un protonefridio formado por dos células flamígeras ciliadas que se abren a un conducto terminado por un nefroporo situado cerca de la boca. Este es el único poro excretor del animal.

El sistema nervioso de los endoproctos es simple y consta de un ganglio que se encuentra en el espacio que queda entre el ano y la boca, y nervios que se extienden por los tentáculos, el pedúnculo, el cuerpo, y un «rizoma» horizontal reptante llamado estolón. Por todo el cuerpo del animal se hallan distribuidas unas células especializadas que se cree son sensibles a distintas sustancias químicas, a la luz y las vibraciones.

Los endoproctos se reproducen tanto asexualmente como de modo sexual. Pueden regenerarse muy fácilmente y a menudo las colonias surgen por gemación. La mayoría de endoproctos son hermafroditas. Cada individuo contiene dos testículos y dos ovarios; estas células reproductivas se comunican con el exterior a través de una estructura común: el gonoporo. Algunas especies son dioicas, pero no hay diferencias externas evidentes entre los dos sexos: ambos tienen dos gónadas que se abren en un único gonoporo, localizado en el vestíbulo, la zona central que queda rodeada por los tentáculos. Los óvulos de los endoproctos probablemente son fertilizados de modo interno por espermatozoides undulipodiados. Los zigotos son incubados en una bolsa situada entre el gonoporo y el ano. Se transforman en embriones que son alimentados por células de la pared corporal del organismo paterno. Los embriones se convierten en larvas ciliadas de vida libre parecidas a las larvas trocóforas de los anélidos (Phylum A-23) y de los moluscos (Phylum A-19). Posteriormente, las larvas sedimentan, se fijan al sustrato y se convierten en adultos.

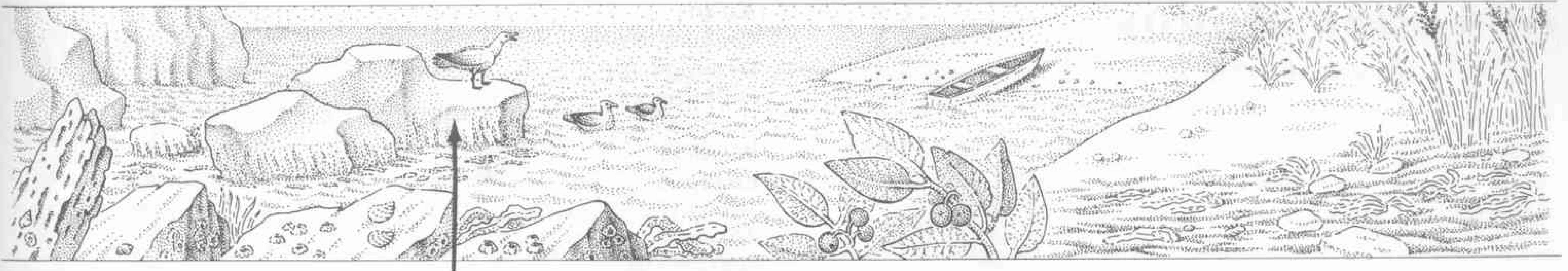


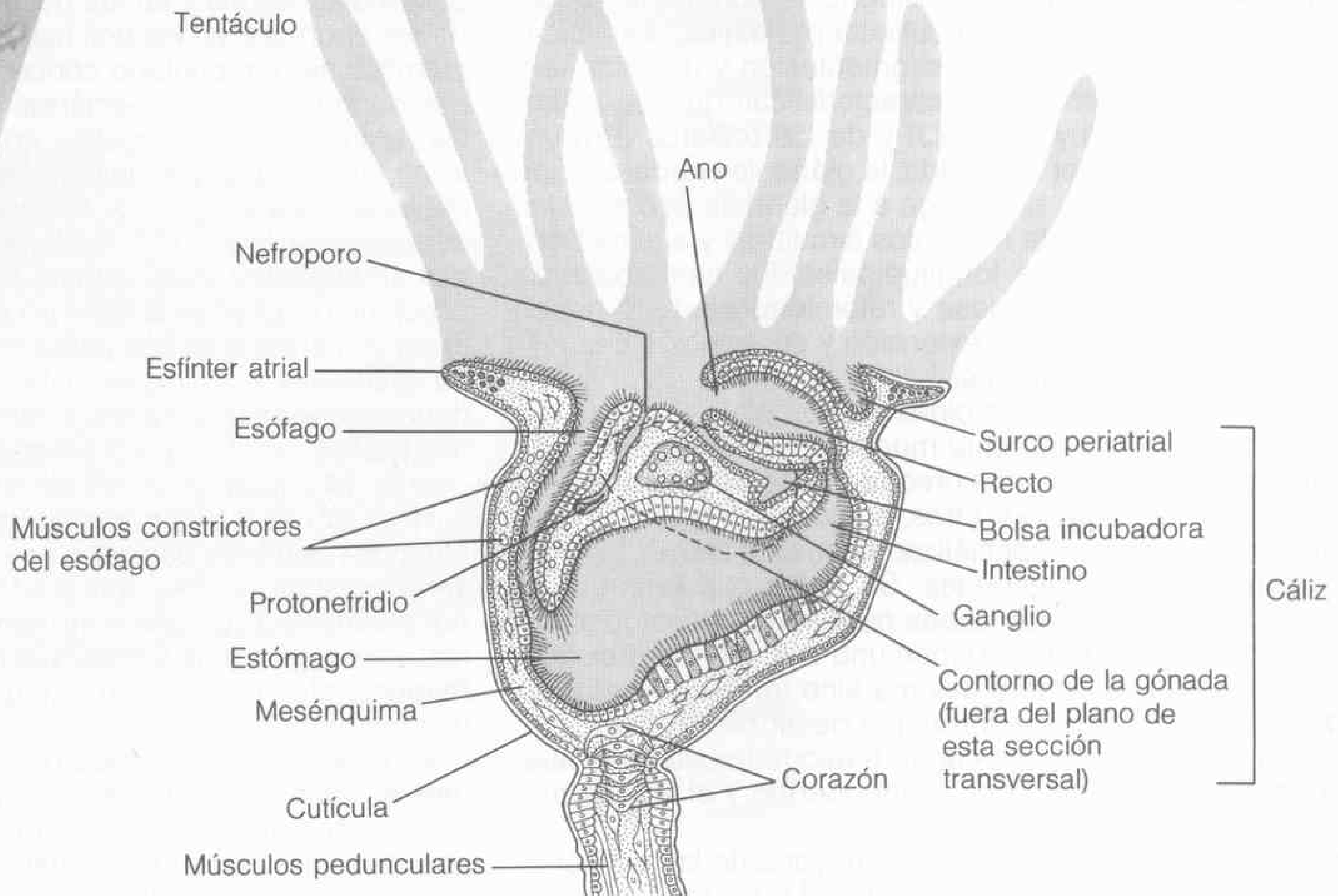


**A** Ejemplares vivos de *Pedicellina australis,* un endoprocto colonial marino de aguas europeas, cultivados en el laboratorio. MO, barra de referencia=1 mm. (Cortesía de P. H. Emschermann.)

Desafortunadamente, los blandos cuerpos de los endoproctos no han dejado fósiles reconocibles y no se conocen organismos actuales que puedan estar emparentados con ellos. Algunos zoólogos han sugerido que, por su parecido en la forma del cuerpo y del intestino, los rotíferos (Phylum A-10) y los endoproctos podrían compartir un antecesor común bastante reciente.

Superficialmente, los endoproctos se parecen a los ectoproc-






**C** Sección transversal de *Barentsia matsushimana*. (Dibujo de L. Meszoly; información de P. H. Emschermann.)



**B** Individuo perteneciente a la especie endoprocta *Barentsia matsushimana*. Sobre la superficie de los tentáculos se pueden apreciar unas hileras de cilios. MO, barra de referencia = 1 mm. (Cortesía de P. H. Emschermann.)

tos (Phylum A-16), con los que a menudo han sido confundidos. Algunos científicos creen que los ectoproctos evolucionaron a partir de los endoproctos debido a que sus larvas y modos de asentamiento son similares. No obstante, estos dos *phyla* difieren en muchos aspectos. La boca y el ano de los endoproctos desembocan en el interior del círculo de tentáculos, mientras que el ano de los ectoproctos se abre fuera de él. La cavidad corporal de los endoproctos es un pseudoceloma, mientras que los ectoproctos tienen un celoma. Los tentáculos de los endoproctos establecen una corriente alimenticia que penetra por entre los tentáculos y sale por la cúspide del animal, mientras que la corriente de los ectoproctos entra por dicho lugar. Los endoproctos capturan el alimento envolviéndolo en una sustancia gelatinosa que se desliza por unos conductos ciliados hacia su boca, mientras que los ectoproctos usan sus tentáculos para llevar el alimento directamente a la boca. Los cilios de los endoproctos se mueven de modo muy poco coordinado, mientras que los de los ectoproctos lo hacen de modo muy regular. Las larvas de los endoproctos sólo se parecen a las larvas trocóforas de los ectoproctos de modo superficial. Los endoproctos tienen protonefridios, mientras que los ectoproctos carecen de sistema excretor.

# A-14 Nematodos

Del griego *nema,* hebra.

*Ascaris*
*Caenorhabditis*
*Dioctophyme*
*Diplolaimella*
*Leptosomatum*
*Pelodera*
*Rhabdias*
*Trichinella*
*Tricoma*
*Wuchereria*

Los nematodos son delgados y cilíndricos. Aunque se hallan recubiertos por una ornamentada cutícula proteínica, son típicamente transparentes. Carecen de segmentación y de cilios (excepto en los órganos sensitivos), características que los distinguen de los anélidos (Phylum A-23) y de los rotíferos (Phylum A-10), respectivamente. Por otra parte, la glándula caudal situada en su extremo posterior es homóloga a la glándula pedia de los rotíferos. Debido a su falta de músculos circulares y a la existencia de abundantes músculos longitudinales, los nematodos se mueven generalmente curvándose y retorciéndose, pero nunca avanzan con un movimiento de extensión y contracción como lo hacen los gusanos segmentados.

Los nematodos tienen un tubo digestivo completo. Carecen de probóscide diferenciada y, aunque muchos de ellos tienen dientes bien desarrollados y son unos predadores temibles comparables a microscópicos dragones, otros, como la lombriz intestinal, tienen estructuras bucales especializadas que los incrustan en la pared intestinal de sus huéspedes. Su desarrollo embriónico conduce a la formación de tres capas germinales: el ectodermo, el mesodermo y el endodermo. Tienen una cavidad visceral, que en realidad no es un verdadero celoma sino un pseudoceloma, puesto que normalmente no se forma por desarrollo y ensanchamiento de un espacio entre las capas mesodérmicas, sino que surge en un espacio limitado por el endodermo y el ectodermo embriónico.

Los sexos se hallan separados; en la mayoría de las especies el macho es más pequeño que la hembra. La reproducción es siempre sexual. Los machos tienen unas espículas copuladoras que utilizan para asir a la hembra durante la copulación. En todos los casos conocidos, la fertilización es interna y las gónadas (ovarios y testículos solos o en número de dos) se comunican con el exterior a través de un gonoporo en el sexo femenino, o de la cloaca en el sexo masculino. La capacidad reproductiva de los nematodos es prodigiosa. Se conocen casos de hembras con 27 millones de huevos que eran expulsados a un ritmo de 200 000 huevos al día.

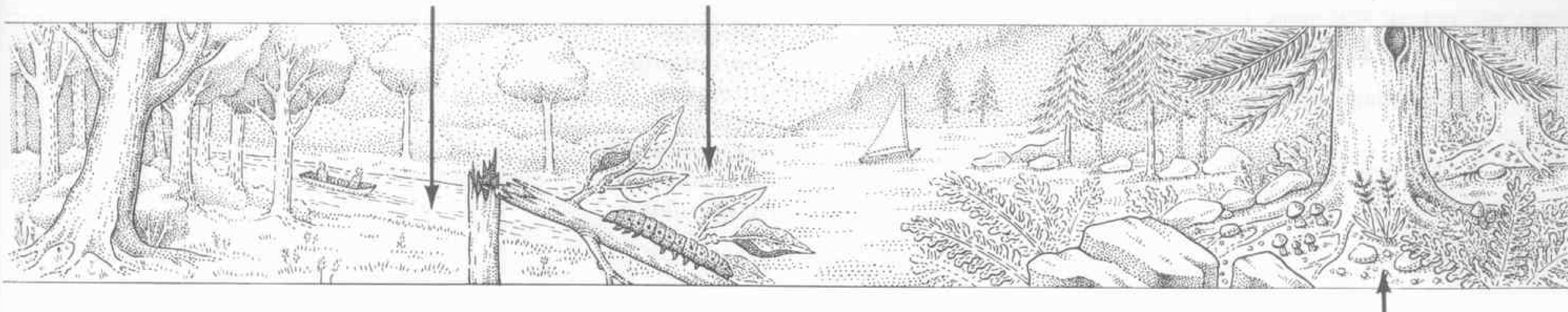
Hay unas 80 000 especies de nematodos descritas en la bibliografía científica. Sin embargo, se estima que existen cerca de un millón de especies. Sus tamaños oscilan entre unos pocos milímetros y un metro de longitud (como en el caso de la hembra del nematodo gigante *Dioctophyme renale;* el macho mide sólo la mitad). Un gran número de nematodos son parásitos de la especie humana y de plantas y animales domésticos, motivo por el que muchos miembros del grupo han sido estudiados muy intensamente.

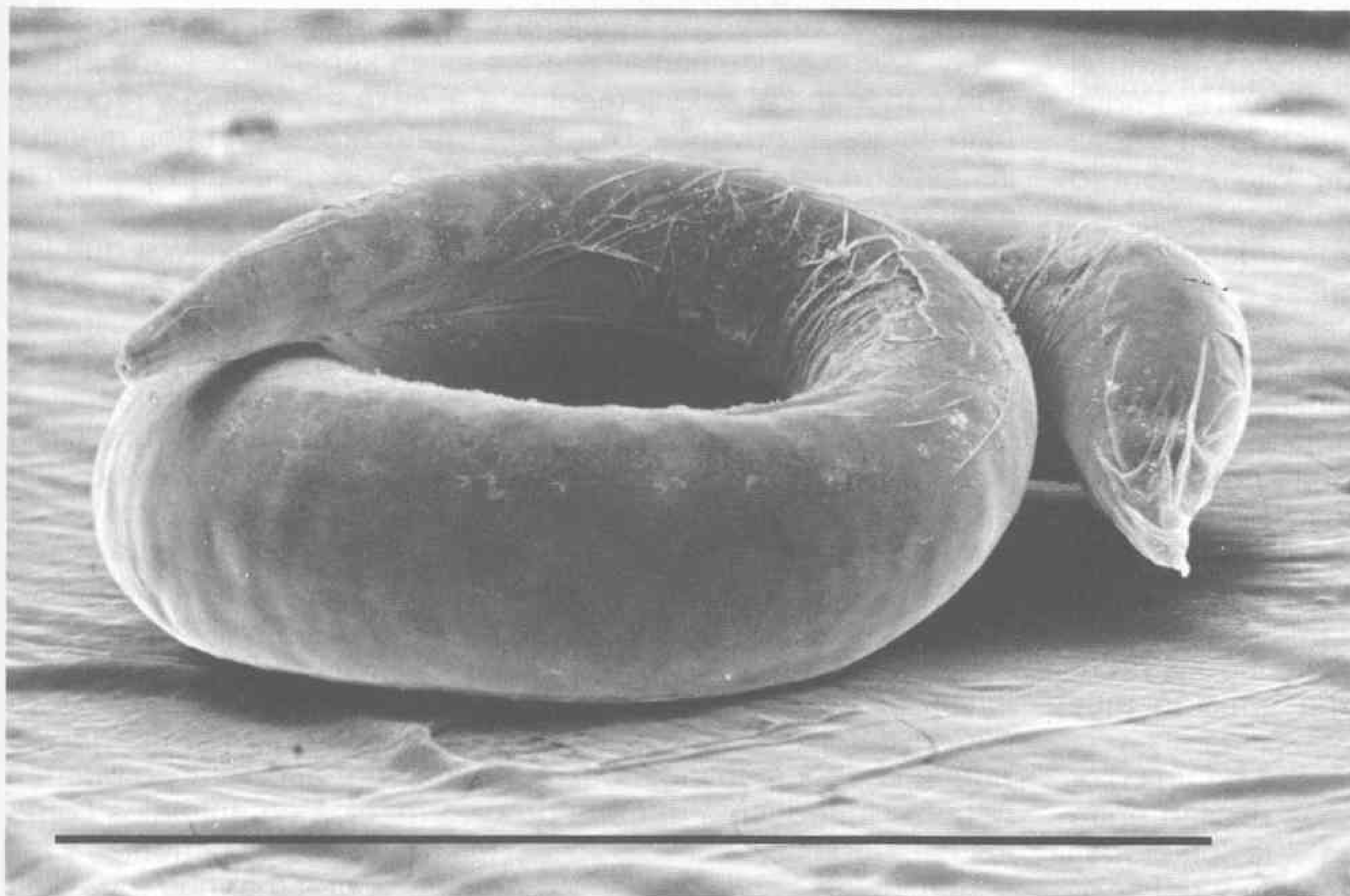
Los nematodos de vida libre se encuentran en hábitats húmedos: en suelos, salinas, manantiales termales, playas arenosas, aguas estancadas y en los océanos; y pueden hallarse en cantidades enormes; en los dos centímetros superficiales de un suelo eutrófico se han contado concentraciones de más de 200 millones de individuos por hectárea. Muchos viven en tejidos vegetales; algunos forman agallas en las raíces, mientras que otros viven en los frutos o en las grietas de la corteza de los árboles. La mayoría producen unos huevos extremadamente duros, muy capaces de esperar indefinidamente la llegada de unas condiciones ambientales adecuadas a sus requerimientos.

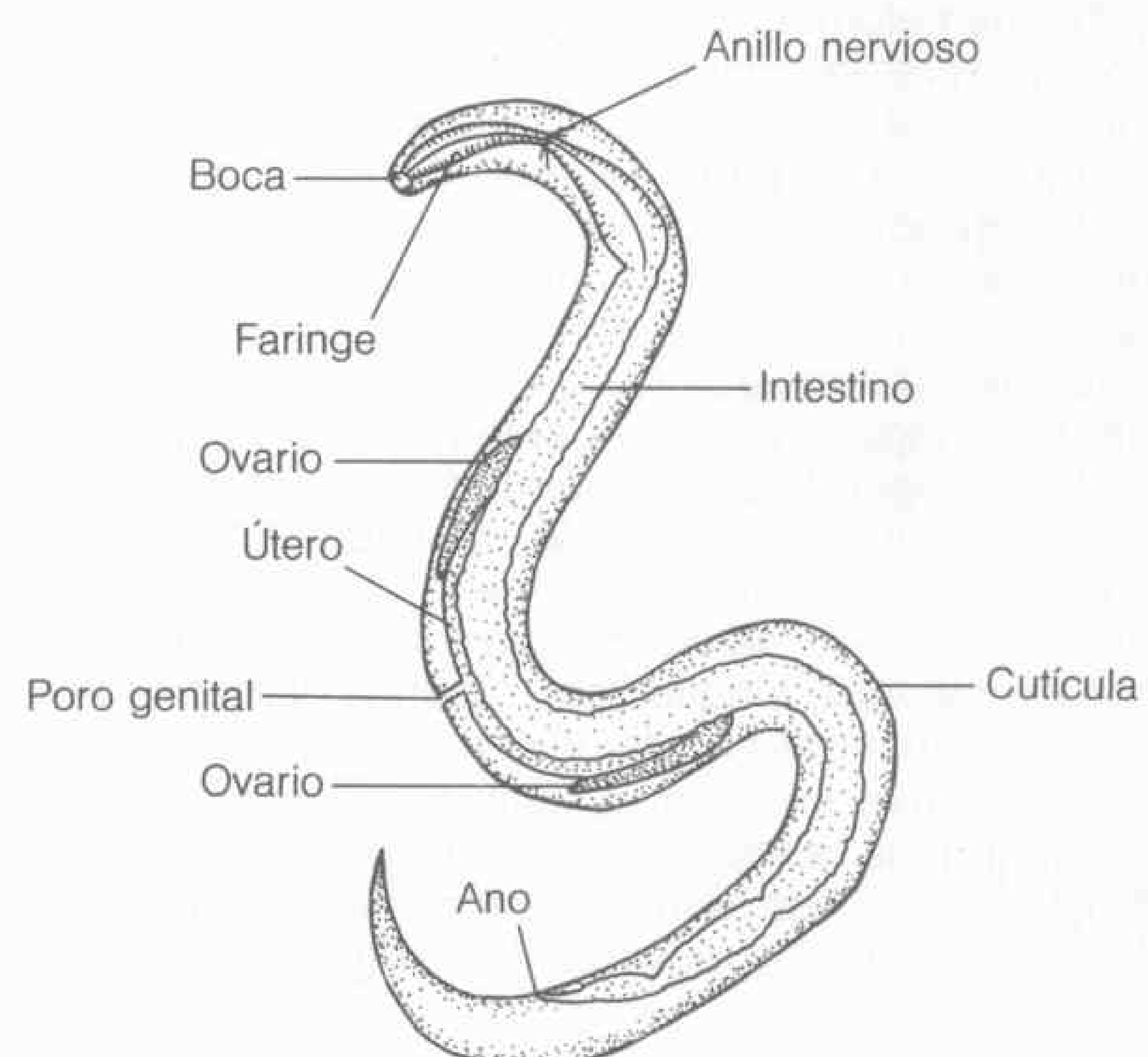
Los nematodos se dividen en dos clases: clase Adenofóridos y clase Secernétidos. Los individuos de la primera clase carecen de glándulas fasmidiales o fasmidios, y por ello también son denominados Afásmidos. Los fasmidios son unos órganos sensores, probablemente quimiorreceptores, que se hallan en la región caudal, principalmente en las especies parásitas. Los organismos de la clase Secernéntidos o Fásmidos, sí tienen fasmidios. Muchos miembros de esta clase (de hecho, subórdenes enteras) son parásitos de insectos o vertebrados. Los Estrongílinos, los Ascaridinos (grupo que comprende el género *Ascaris* y los oxiuros) y los Espirulinos (grupo que comprende los gusanos filariales responsables de la enfermedad tropical de elefantiasis) son todos fásmidos.

El nematodo más famoso de los Estados Unidos es, probablemente, *Trichinella spiralis,* el agente causante de la triquinosis, enfermedad que puede ser adquirida por ingestión de productos porcinos infestados que no han sido suficientemente cocinados. Las diminutas larvas de estos gusanos son albergadas en forma de quistes en la musculatura estriada de los cerdos, gatos, perros, ratas y osos. Si se come la carne de un animal infestado, los quistes larvales son digeridos, liberando sus larvas al intestino del nuevo huésped. Dos días después los nematodos son ya sexualmente maduros y el macho y la hembra copulan en el intestino del huésped. Las hembras, de unos 4 mm de longitud, penetran a continuación en los músculos de la pared intestinal y ponen centenares de larvas vivas (en esta especie, las hembras son ovovivíparas). Las larvas pasan a la linfa y son distribuidas por el torrente sanguíneo. De aquí se dirigen a los músculos esqueléticos, donde se enroscan y se transforman en quistes. Estos quistes pueden sobrevivir, permaneciendo en vida latente durante meses, o incluso, años; o puede ocurrir que el huésped deposite sales de calcio sobre los tejidos parasitados, calcificando a los nematodos. Sólo cuando los músculos infestados son ingeridos, pasan los quistes a otro huésped.

Aunque poco reconocidas por nosotros hasta que causan daño, las actividades de los nematodos son importantes en la aireación del suelo y en la circulación de sus componentes minerales y orgánicos.








S

*Rhabdias bufonis,* un nematodo parásito de los pulmones de la rana-leopardo *Rana pipiens.* MEB, barra de referencia = 1 mm. (Fotografía por cortesía de R. W. Weise; dibujo de I. Atema; información de R. W. Waise.)

# A-15 Nematomorfos

Del griego *nema*, hebra; *morphe*, forma.

*Chordodes*
*Chordodiolus*
*Gordionus*
*Gordius*
*Nectonema*
*Parachordodes*
*Paragordius*

Vulgarmente se conoce a los gusanos nematomorfos con el nombre de *gusanos gordianos,* que deriva de la analogía entre los enredados ovillos que forman normalmente varios individuos adultos entrelazados, y la historia de Gordias, rey de Frigia. El rey Gordias lió un nudo, declarando que quien fuera capaz de desenredar aquel intrincado nudo gobernaría Asia. Alejandro Magno partió el nudo gordiano de un tajo de su espada.

Los nematomorfos son unos gusanos insegmentados, muy delgados, de coloraciones marrones, negras, grises o amarillentas. Aunque se conocen unas 230 especies, éstas se encuentran agrupadas en muy pocos géneros. Su distribución cubre el planeta por entero, hallándose en todo tipo de hábitats acuáticos, como océanos, lagos, ríos de las regiones templadas y tropicales, canales e, incluso, en los arroyos alpinos. Unas pocas especies viven en los suelos húmedos. Los gusanos nematomorfos pueden ser observados desplazándose con sus típicos movimientos giratorios, en las aguas someras de la costa en lugares como el golfo de Nápoles, en Vineyard Sound (Massachusetts), en Noruega y en las Indias Orientales. Tanto en las aguas marinas como en las dulces, sólo constituyen una fracción muy pequeña del plancton.

El extremo cefálico del animal se distingue por ser de un color más pálido que el resto del cuerpo. Sus tamaños oscilan entre 0,5 mm y 2,5 mm de diámetro, mientras que sus longitudes varían entre 10 y 70 cm, dependiendo de la especie y del sexo (en general las hembras son más largas que los machos). Su cutícula se halla cubierta por unos engrosamientos redondos o poligonales ornamentales que constituyen una cubierta rígida protectora segregada por la epidermis.

Los nematomorfos carecen de órganos respiratorios, circulatorios o excretores. Ni los adultos ni las larvas se alimentan por ingestión de comida (sus tractos digestivos han degenerado, aunque hay una parte del tubo digestivo, la cloaca, que se usa en la reproducción). En lugar de comer, absorben nutrientes en disolución a través de su pared corporal. En las especies parásitas, estos nutrientes son secuestrados de su animal huésped. Raras veces han sido los nematomorfos aislados de la uretra o del tubo digestivo de los seres humanos; parece ser que no causan ningún tipo de enfermedad o molestia a los hombres.

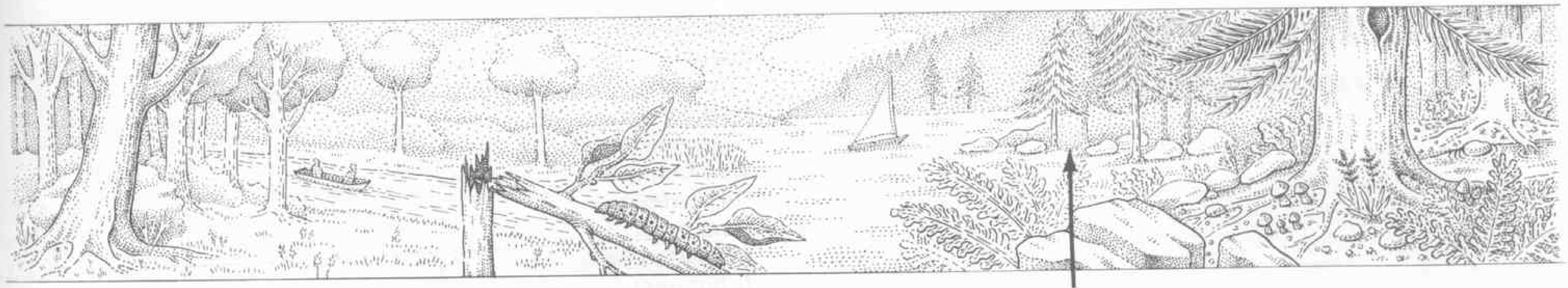
El sistema nervioso de los nematomorfos es similar al de los quinorrincos (Phylum A-11). Tienen un anillo circumfaríngeo formado por tejido nervioso (que vendría a ser un cerebro), y un cordón nervioso longitudinal. Algunos nematomorfos adultos tienen unas manchas oculares compuestas por unas bolsas inervadas cubiertas por una cutícula transparente, en cuyo fondo se encuentra un anillo pigmentado. Al igual que los nematodos (Phylum A-14), los nematomorfos sólo tienen músculos longitudinales. Sus bruscos movimientos natatorios y sus enroscamientos se producen gracias a la acción de un líquido que llena la cavidad visceral y que funciona como esqueleto hidráulico.

Los sexos de los nematomorfos están separados. Cada individuo pertenece al sexo femenino o al sexo masculino y produce, bien óvulos, en ovarios, bien espermatozoides, en unas glándulas espermáticas, los cuales se deslizan por la cloaca y salen al exterior a través del ano, como en el caso de los nematodos. Los machos adultos nematomorfos son mucho más activos que las hembras. Se arrastran o nadan con movimientos serpenteantes, demostrando una especial actividad durante los meses del invierno. Las hembras apenas se mueven. Los machos rodean a la hembra y depositan su esperma cerca de su orificio cloacal. A continuación el macho muere prontamente, y la hembra pone millones de huevos en unas cintas gelatinosas que se quedan prendidas de la vegetación acuática. Unos días después de la puesta (aproximadamente entre 15 y 80 días), surgen unas pequeñas larvas móviles que tienen cierto parecido con los quinorrincos por tener una probóscide evaginable espinosa.

Por algún procedimiento que todavía no ha sido observado, las larvas de los nematomorfos de agua dulce penetran en la cavidad visceral de algunos artrópodos (Phylum A-27). Las larvas pueden haber sido ingeridas o bebidas por accidente, o pueden haberse introducido por sus propios medios en animales como los escarabajos, las cucarachas, los grillos, los saltamontes y las sanguijuelas. Las larvas de los nematomorfos marinos parasitan a los cangrejos ermitaños y a otros tipos de cangrejos. Los nematomorfos parásitos, tanto marinos como dulceacuícolas, sufren metamorfosis en el interior del animal huésped. En el agua, o cerca de ella, o durante una lluvia, salen los gusanos sexualmente inmaduros de los cuerpos de sus huéspedes. Cómo inducen los nematomorfos de agua dulce a sus huéspedes terrestres a buscar el agua, es una cuestión hasta hoy desconocida. Según la especie, las larvas pueden pasar por uno o dos huéspedes. Si los gusanos maduran en otoño, se enquistan en las hierbas de los márgenes del agua y aguardan hasta la primavera para volver al agua. Así pues, la fase que va desde huevo hasta adulto puede durar sólo dos meses, o puede alargarse hasta más de 15 meses.

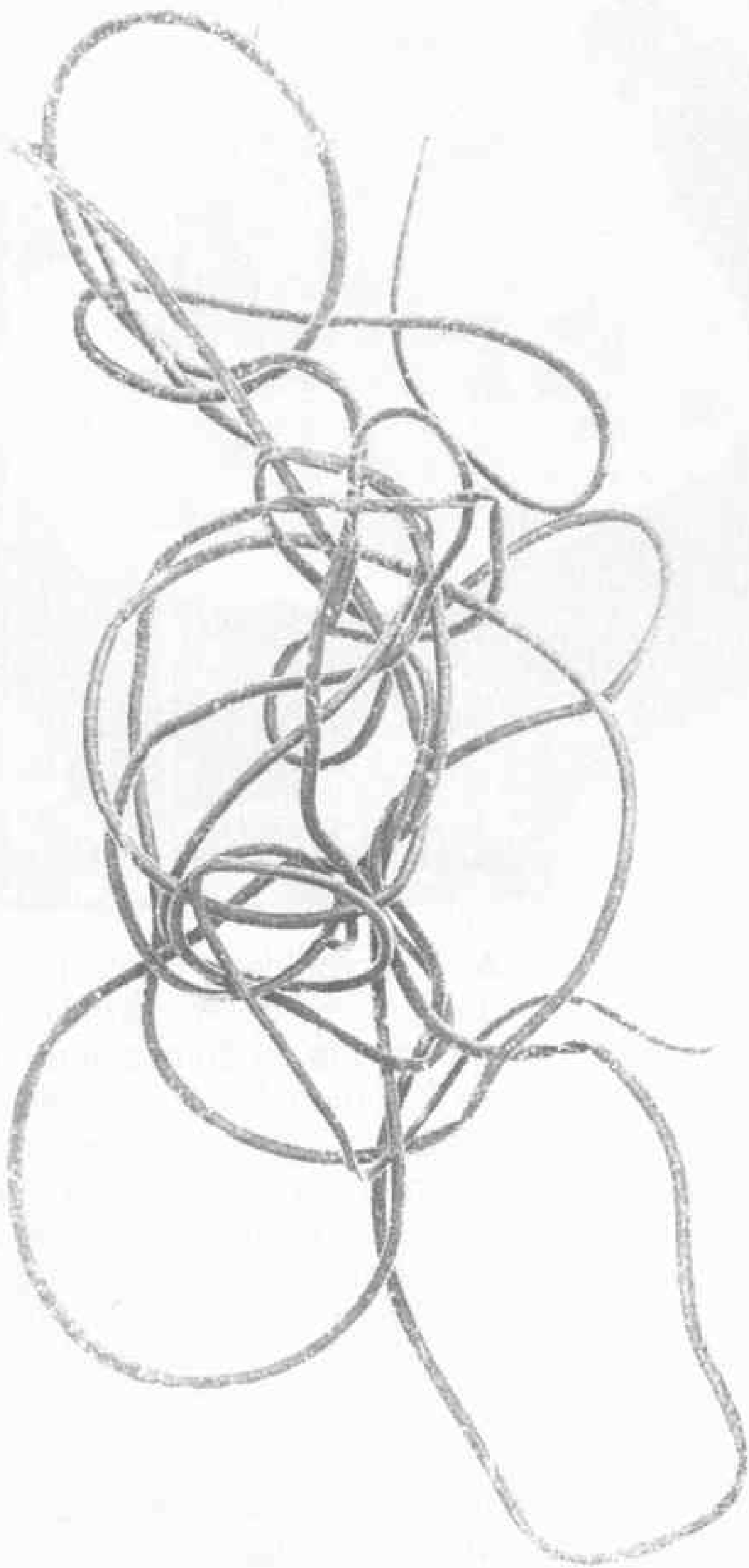
La única especie marina encontrada en los Estados Unidos, *Nectonema agile,* se distingue de los demás gusanos gordianos por tener una hilera de púas de color pizarra a cada lado de su blanquecino o grisamarillento cuerpo. *Nectonema* puede ser visto con mayor facilidad a finales de verano, de julio a octubre. Las probabilidades del encuentro son mayores en las noches sin luna, cuando la marea está bajando. Los detalles de su distribución geográfica se conocen poco.

Los nematomorfos son pseudocelomados. Al igual que los nematodos, rotíferos, gastrotricos, endoproctos, acantocéfalos, y

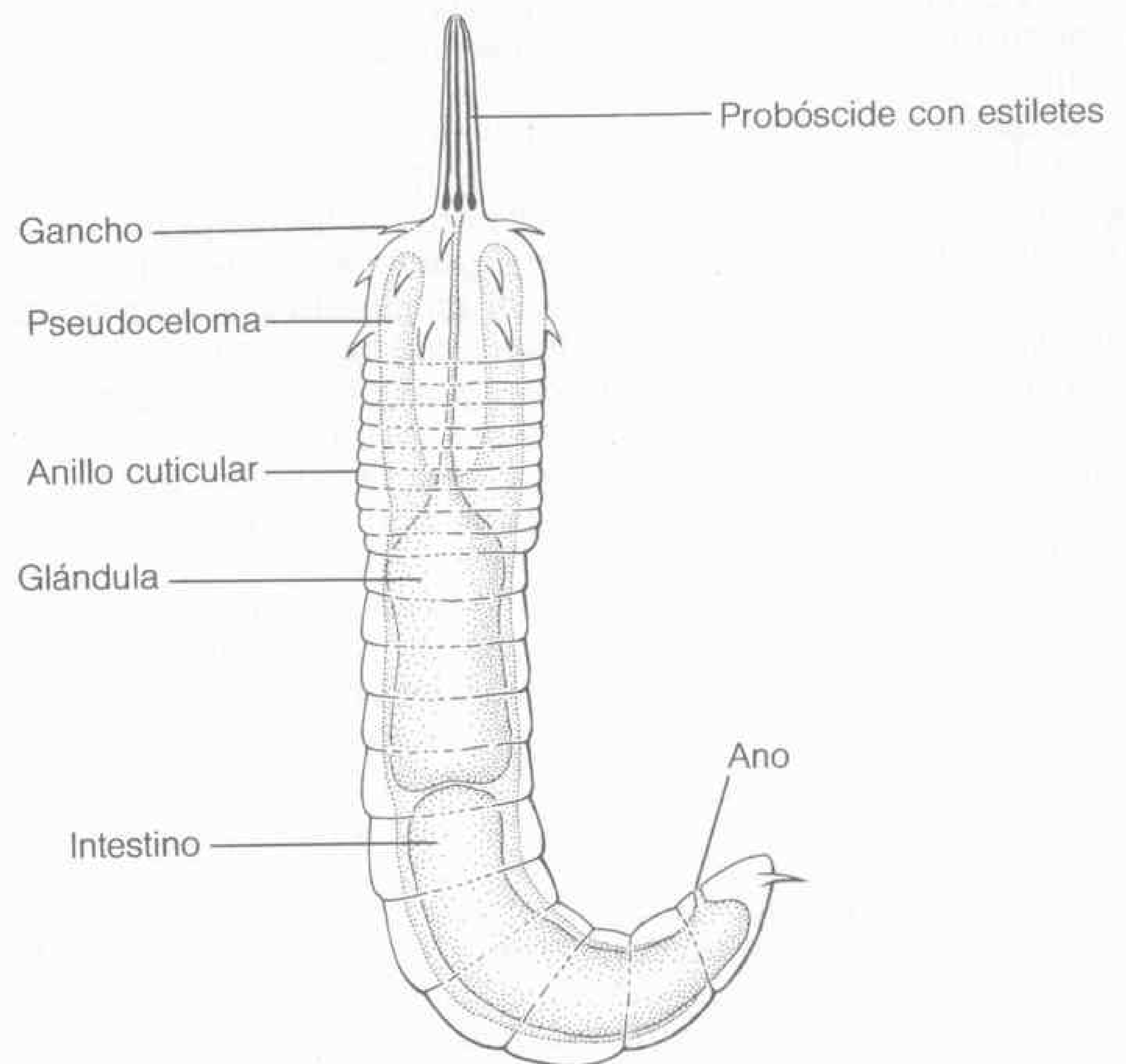




quinorrincos (del Phylum A-9 al Phylum A-14), los nematomorfos tienen un pseudoceloma, cavidad visceral no limitada por el mesodermo. Los nematomorfos seguramente no evolucionaron de modo directo a partir de ningún otro *phylum* de este grupo. Se cree que los pseudocelomados derivaron de los acelomados, en distintas circunstancias y en distintas épocas. Entonces, el pseudoceloma no es un estadio en el desarrollo de un celoma verdadero, sino que evolucionó de modo independiente.



**A** Hembra adulta de *Gordius villoti*, un gusano nematomorfo. Barra de referencia = 1 cm. (Cortesía de la dirección del British Museum [Natural History].)




**B** Larva de un gusano nematomorfo con su probóscide extendida. La larva mide unas 250 µm. (Dibujo de L. Meszoly; información de L. Bush.)

# A-16 Ectoproctos

Del griego *ektos*, fuera; *proktos*, ano.

*Alcyonidium*
*Bugula*
*Cristatella*
*Fredericella*
*Lichenopora*
*Membranipora*
*Pectinatella*
*Plumatella*
*Stomatopora*
*Tubulipora*

Los ectoproctos son pequeños animales acuáticos que tienen un celoma verdadero y un lofóforo, órgano portador de tentáculos situado alrededor de la boca. La mayoría de los ectoproctos son coloniales y cada individuo perteneciente a una colonia recibe el nombre de zooide. Las colonias forman, a menudo, unos recubrimientos gelatinosos o de consistencia un poco más recia sobre rocas, algas, o la parte sumergida de barcos y balsas. Mucha gente no se apercibe de que son animales, por su gran parecido externo con las algas marinas o los musgos. De hecho, tradicionalmente se clasificaron, junto con los endoproctos (Phylum A-13), en el Phylum Bryozoa («animales-musgo»). Se conocen unas 5000 especies. Todas ellas, salvo unas 50, son marinas.

Los zooides de los ectoproctos tienen un sistema digestivo en forma de U con la boca y el ano dirigidos hacia su superficie superior. El ano se abre fuera del lofóforo. Su fuente principal de alimento, el fitoplancton, es capturado por un anillo de tentáculos, cuyo movimiento de extensión viene accionado por un sistema hidráulico. Los tentáculos del lofóforo están tachonados de cilios. Estos cilios crean unas corrientes de agua que acarrean alimento hacia la boca del animal. El alimento pasa a través de un esófago y de un estómago que desemboca en una amplia cavidad, el ciego estomacal. A partir de aquí, el intestino sube para conectar con el ano.

Las partes blandas del cuerpo se mantienen unidas a la rígida y conspicua capa exterior de la colonia por medio de unos músculos retractores. Esta capa exterior está compuesta de quitina sola o de una capa quitinosa cubriendo un grueso y duro esqueleto de carbonato cálcico. El adulto carece de órganos respiratorios, circulatorios y excretores. Los tejidos intercambian gases directamente con el agua.

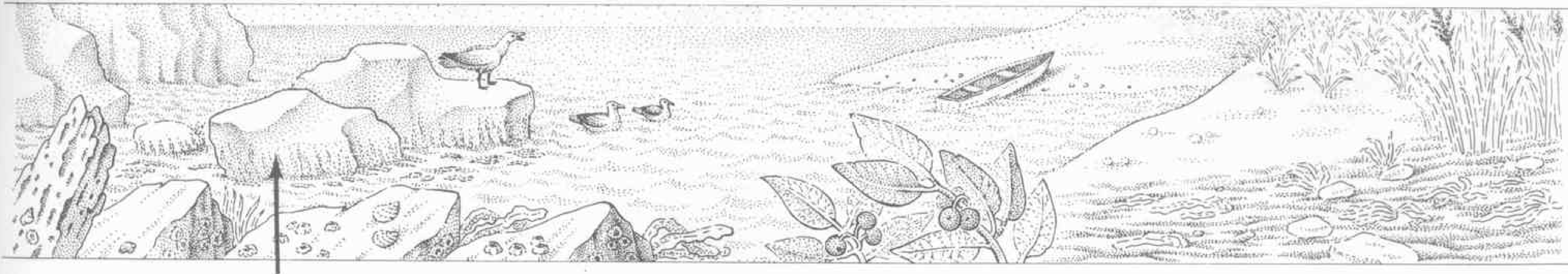
Todos los ectoproctos de agua dulce se reproducen sexualmente y los zooides son hermafroditas. Son también típicamente protándricos, es decir, un individuo puede producir óvulos y espermatozoides alternativamente, pero no de modo simultáneo. La colonia tiene cierto grado de diferenciación, de modo que en los miembros de mayor actividad reproductora el lofóforo y el tracto digestivo degeneran para proporcionar un espacio más amplio para los huevos en desarrollo. Aunque algunas especies marinas liberan sus huevos (unos huevos de pequeño tamaño) directamente en el mar, la mayoría de los ectoproctos cuidan del desarrollo de sus huevos, unos grandes huevos con abundante reserva nutritiva. Algunas especies los crían en el interior de su celoma, pero la mayoría lo hacen externamente, en una cámara exterior especial llamada ovicelo. Los huevos salen del celoma, bien a través de un poro simple, el celomoporo, bien a través de un poro situado al final de un órgano especial que se encuentra en el interior del anillo de tentáculos. Cuando, al llegar el otoño, muere una colonia de ectoproctos de agua dulce, libera al medio unas esferas protegidas llamadas estatoblastos, las cuales pueden sobrevivir durante el invierno. En primavera, los estatoblastos se abren para dar los nuevos zooides.





**A** Dos zooides y dos estatoblastos de una colonia de *Plumatella casmiana* encontrada en un estanque de agua dulce en Colorado. Los estatoblastos, esferas de células producidas asexualmente, originan nuevas colonias cuando las condiciones ambientales desfavorables ya han pasado. MO, barra de referencia = 0,5 mm. (Cortesía de T. S. Wood.)

Los ectoproctos marinos pueden reproducirse tanto asexualmente como de modo sexual. Los huevos se dividen radialmente y producen larvas de distintos tipos, pero todas ellas tienen una banda o corona ciliada que se usa para nadar, además de un haz de cilios más largos de inserción anterior y de un saco adherente posterior. Al principio, las larvas tienen un acusado fototactismo positivo, y se dirigen hacia la luz, lo que facilita su salida de la cámara incubadora y su dispersión. Posteriormente pasan a tener un fototactismo negativo. Evitan la luz y tienden a establecerse en zonas sombreadas. Algunas tienen una predisposición específica hacia determinados sustratos, como por ejemplo la superficie de los sargazos (*Sargassum*, del Phylum Pr-12, Feófitos). Cuando la larva se fija al sustrato, el saco adherente se evagina y se producen unas secreciones que mantendrán al animal unido al sustrato. Tras estas operaciones, las estructuras



larvales se retraen, el tejido se reabsorbe y empieza el desarrollo de los adultos. Los adultos también pueden reproducirse por gemación asexual, y puede ocurrir que de un solo individuo surja una colonia entera.

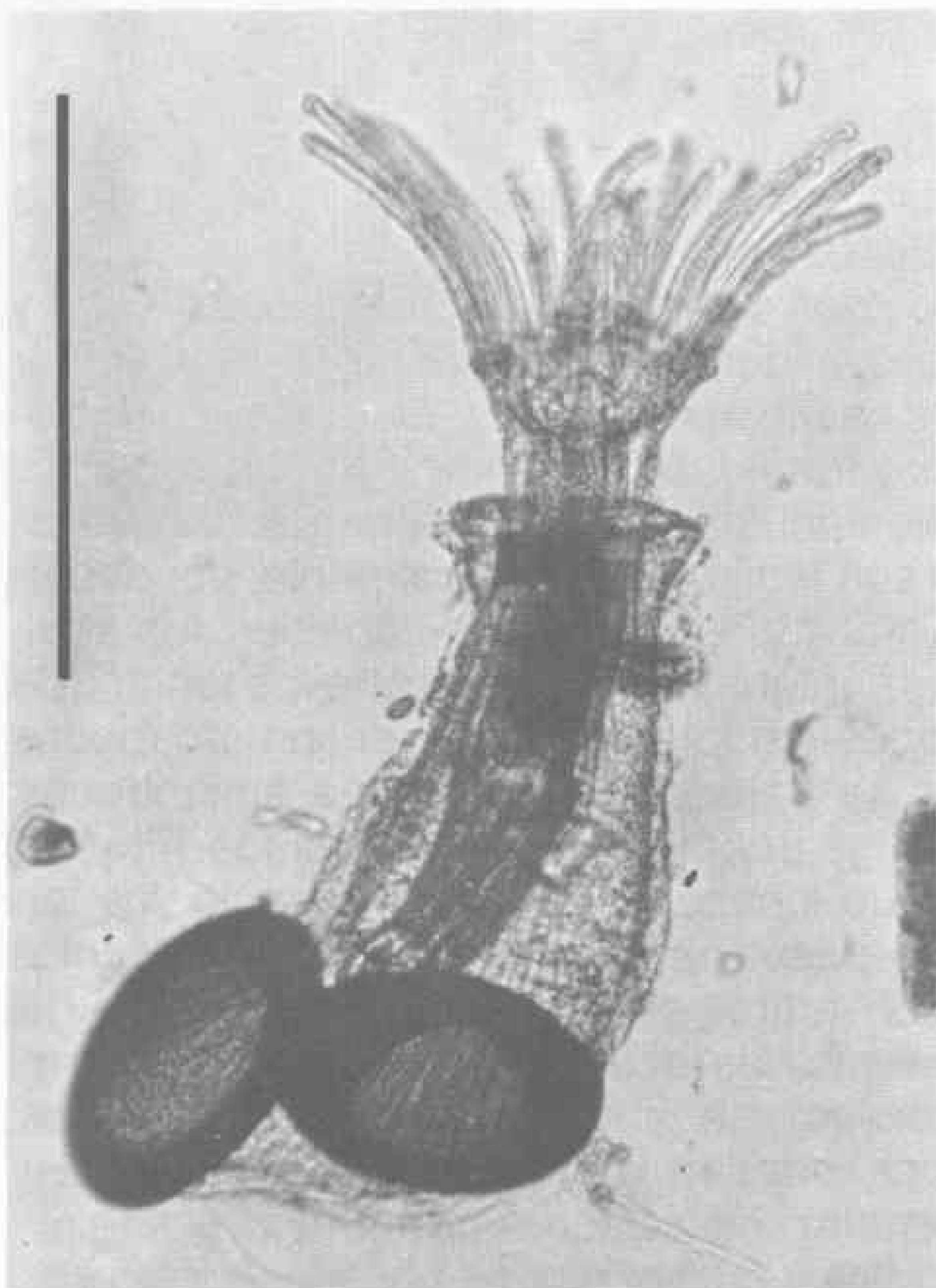
Hay tres clases de ectoproctos: clase Filactolemados, clase Estenolemados y clase Gimnolemados. La primera clase comprende los ectoproctos de agua dulce. En los miembros de esta clase, el celoma se continúa por todos los individuos de la colonia. Los zooides son cilíndricos. La clase Estenolemados comprende las especies marinas con zooides cilíndricos. Varios órdenes de esta clase se extinguieron a finales de la era Paleozoica. La clase Gimnolemados incluye la mayor parte de los restantes ectoproctos marinos. Tienen lofóforos circulares, diferentes de los lofóforos de las demás clases, que tienen forma de herradura. Sus colonias contienen zooides de distintos tamaños y formas, es decir, son colonias polimórficas.

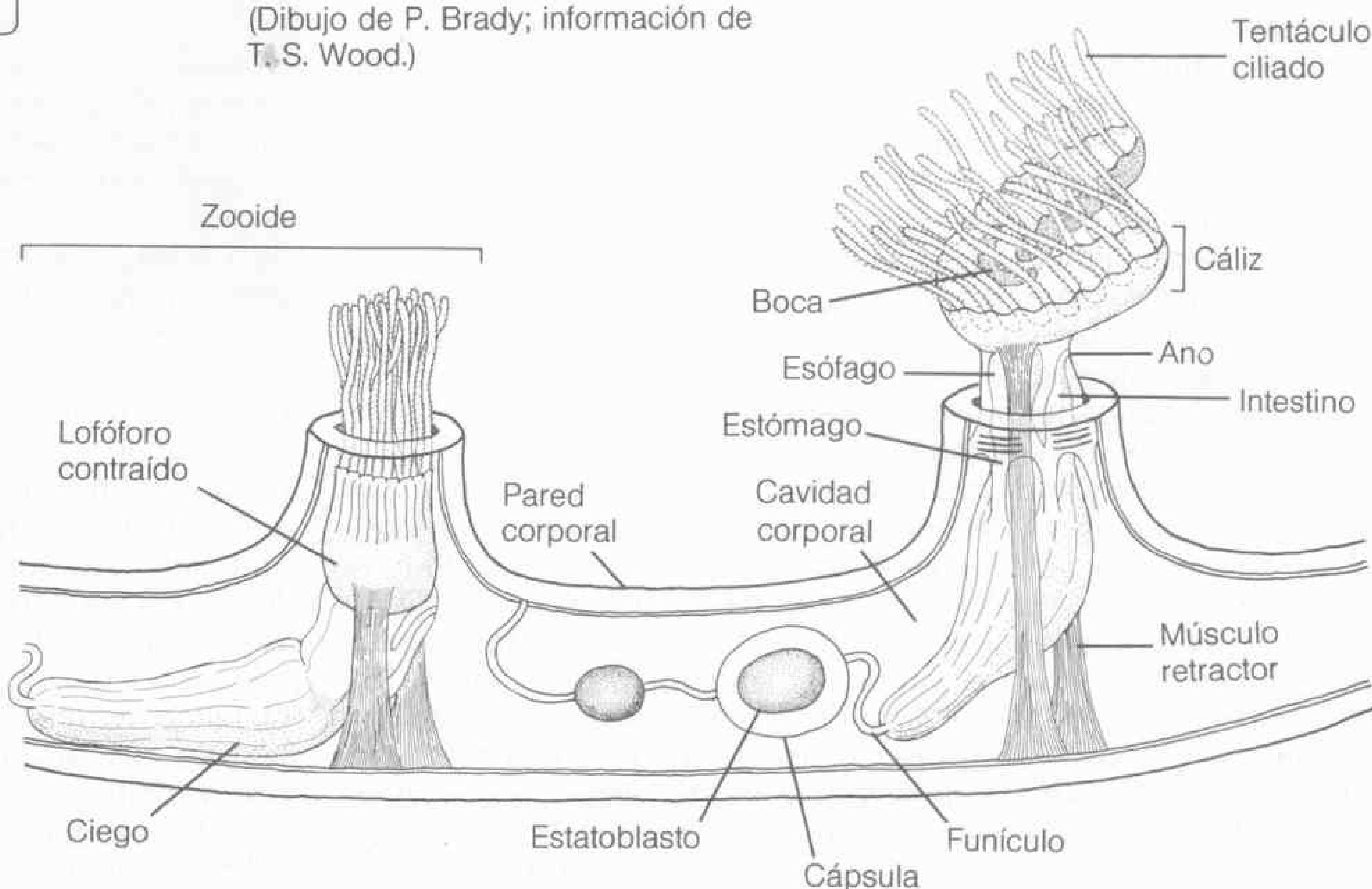
El *phylum* de los ectoproctos tiene un escaso registro fósil en las rocas del Cámbrico superior. Sin embargo, a partir de principios del Ordovícico se han descrito miles de especies fósiles. *Bugula,* un género muy conocido actualmente por formar incrustaciones en los fondos de las embarcaciones y en los espigones, pertenece al orden Quilóstomos (dentro de la clase Gimnolemados), que apareció en los sedimentos del Cretácico de hace unos 100 millones de años.

Aunque superficialmente los ectoproctos se parecen a los endoproctos, la corona tentacular de los endoproctos no se considera como un lofóforo debido a que rodea al ano y a la boca. Además, la cavidad visceral de los endoproctos es un pseudoceloma, en lugar de un celoma verdadero. En los ectoproctos adultos de la clase Filactolemados, el celoma se halla dividido en tres partes. Un celoma así dividido es también característico de los *phyla* deuteróstomos (del Phylum A-28 al A-32) y por ello se sospecha la existencia de un antecesor común entre los *phyla* deuteróstomos y los ectoproctos.



**B** Zooide individual de *Plumatella casmiana,* en el que se observa su collar retráctil en forma de herradura, el lofóforo, del que surgen los tentáculos. MO, barra de referencia = 0,5 mm. (Cortesía de T. S. Wood.)






**C** Dos zooides de *Plumatella casmiana.* (Dibujo de P. Brady; información de T. S. Wood.)

# A-17 Forónidos

*Phoronis*
*Phoronopsis*

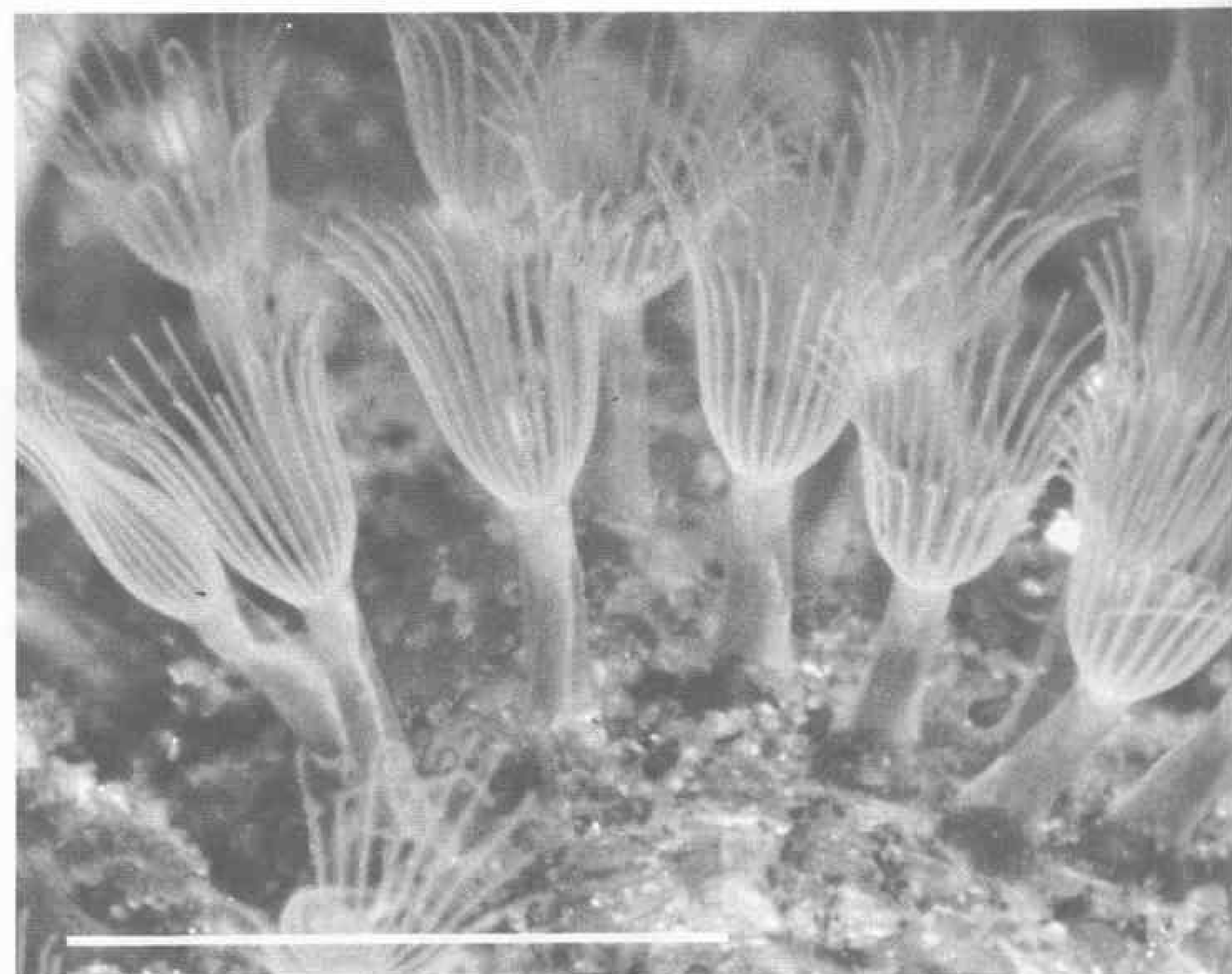
Del griego *pherein*, llevar; del latín *nidus*, nido.

El lofóforo de los gusanos forónidos puede tener hasta unos 500 tentáculos huecos. En algunas especies, el lofóforo tiene forma de una doble membrana tentaculada enrollada en espiral. Los forónidos viven permanentemente en unos tubos de consistencia quitinosa o correosa que fabrican a base de unas secreciones impregnadas de material calcáreo o endurecidos con arena o fragmentos de conchas. Todos son marinos.

Los forónidos tienen coloraciones rosas, anaranjadas o amarillas y sus tamaños varían entre 1 mm y 50 cm. Algunas especies son solitarias, pero la mayoría viven en densas poblaciones. Los tubos de los forónidos pueden verse fácilmente en las rocas de los malecones. Sus tubos se entremezclan adquiriendo el aspecto de diminutos fideos rígidos que cubren las ranuras de las rocas y conchas vacías. También se pueden ver en forma de pequeños bastoncitos en las llanuras intermareales o entre las láminas de algas marinas sobre fondos someros desde el nivel de bajamar hasta profundidades superiores a 18 metros. Generalmente los tubos son más largos que los gusanos de su interior, de modo que cuando el animal se retrae, queda totalmente escondido, incluyendo los tentáculos.

Los forónidos comen plancton y detritos. Por medio de una corriente generada por los cilios de los tentáculos, las partículas son conducidas hacia su boca, situada en medio de la doble hilera de tentáculos. Estas partículas entran en la boca, donde se efectúa una selección y se rechazan las partes no comestibles, que son transportadas por los cilios hacia los extremos de los tentáculos. La boca conecta con un intestino ciliado, en forma de U, sostenido en la cavidad visceral por unas finas membranas llamadas mesenterios. El ano se halla en el otro extremo del intestino y se abre al exterior justo por fuera de la espiral de tentáculos. Dos nefridios, tubos recubiertos por cilios, conducen los residuos y los gametos desde el celoma hacia el exterior, al que se abren por medio de unos nefridioporos situados al lado del ano. Un pliegue junto al lado anal del lofóforo desvía los productos residuales hacia una zona apartada de la boca. La digestión se efectúa, probablemente, en la pared del estómago en lugar de en la luz del estómago.

No hay órganos respiratorios especiales. Los gases se difunden a través de la superficie corporal del animal. Sin embargo, los forónidos tienen un sistema circulatorio cerrado con vasos sanguíneos que van y vienen del lofóforo. Estos vasos se contraen, movimiento por el cual la sangre se desplaza por todo el organismo. Unas células sanguíneas de color rojo contienen la hemoglobina, proteína transportadora de oxígeno. Estas células sanguíneas no se encuentran en los ectoproctos (Phylum A-16). El sistema nervioso de los forónidos, que se extiende justo por debajo de su pared corporal, consiste en un anillo de tejido nervioso alrededor de la boca y en unos nervios que se extienden por todo el cuerpo y el lofóforo del organismo. Los forónidos tienen células sensitivas en su superficie corporal. Una gran fibra nerviosa coordina los movimientos de todos los músculos longitudinales. Cuando los músculos se contraen, el forónido se retrae rápidamente hacia el interior del tubo.

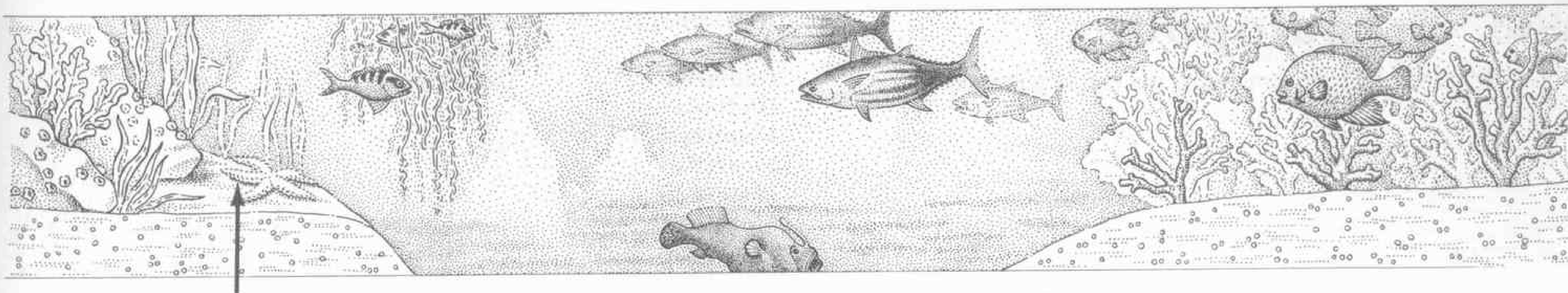


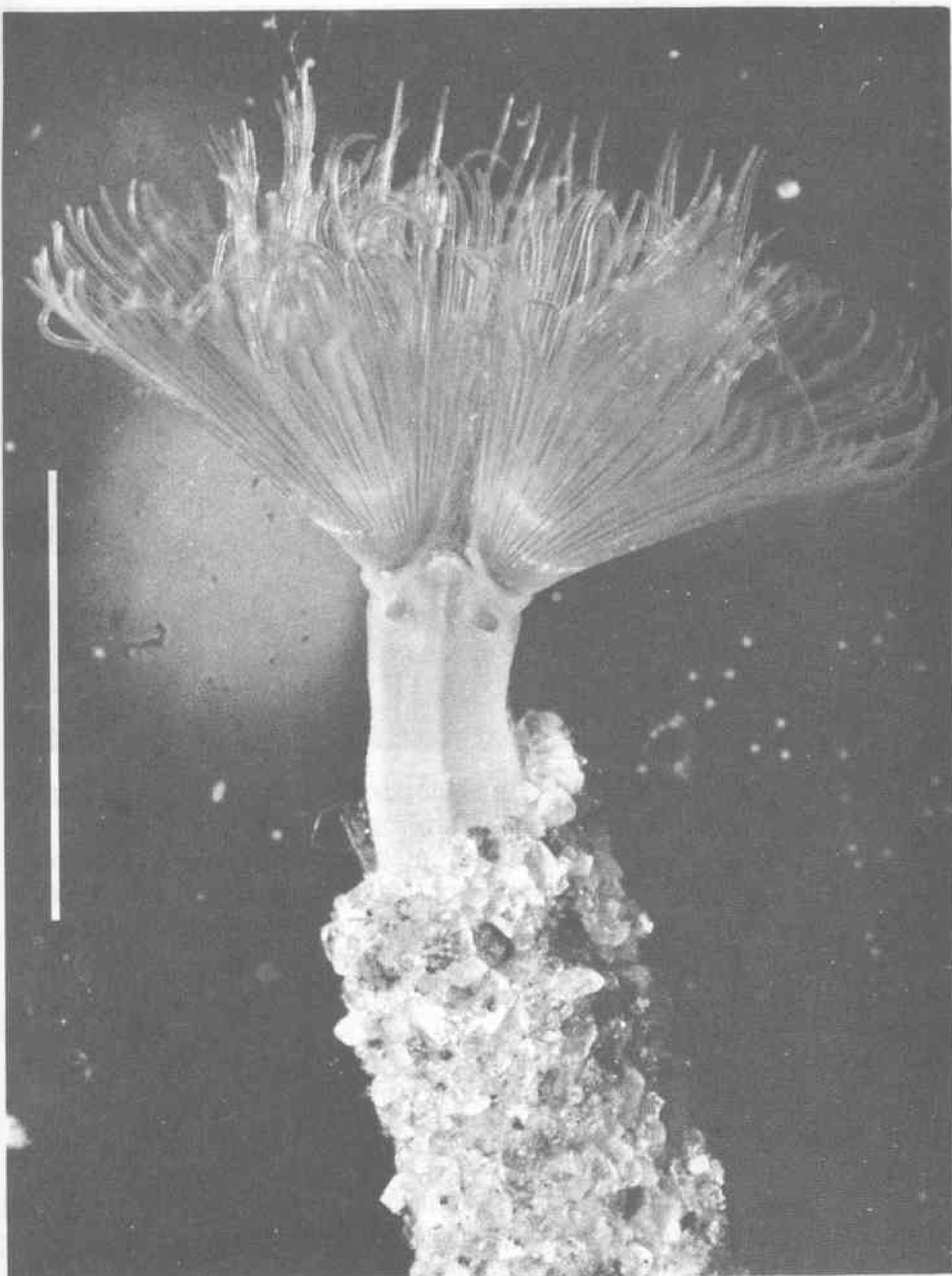


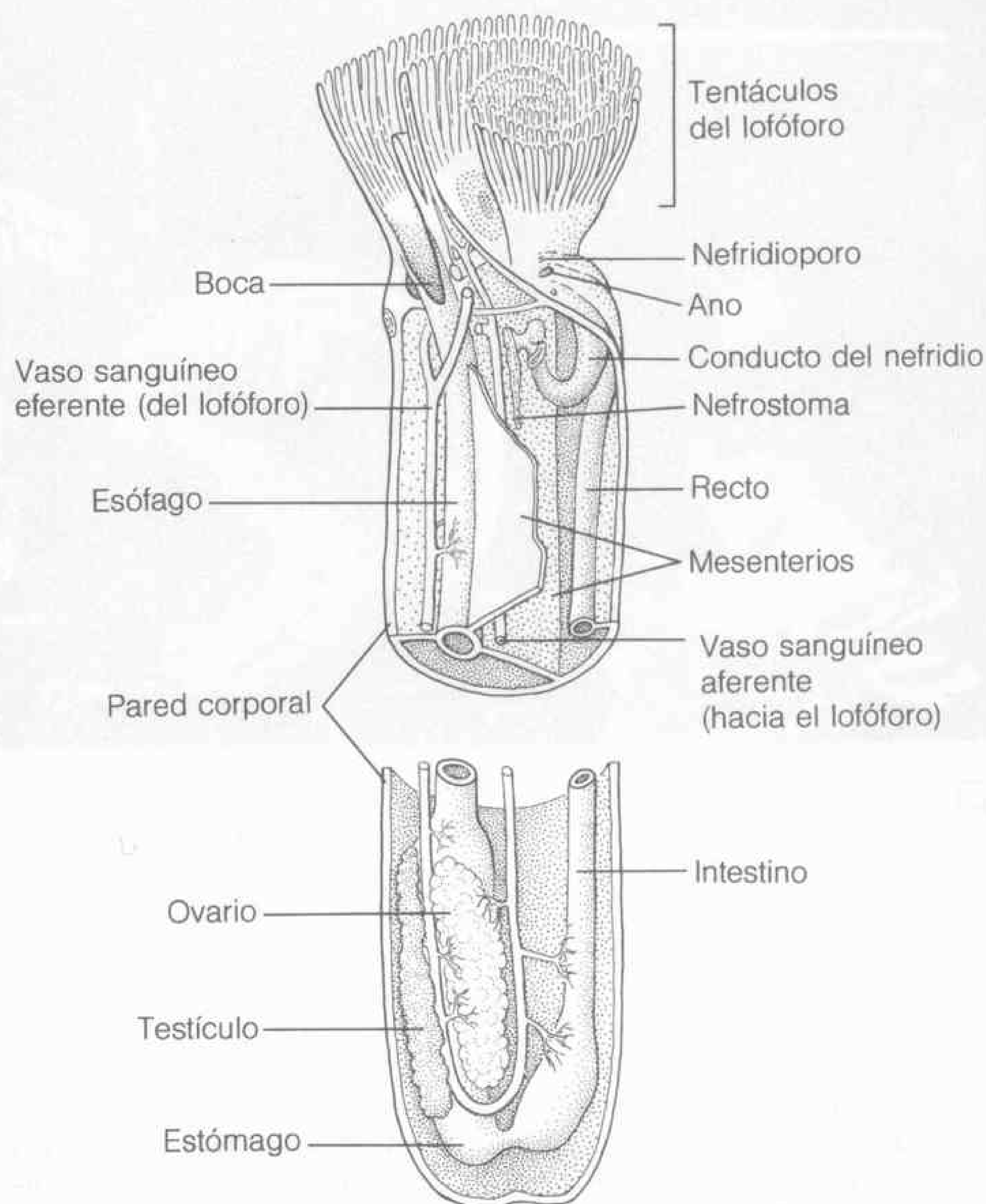
**A** Vista de varios forónidos vivos de la especie *Phoronis ijima* (=*vancouverensis*) de la costa del Pacífico de los Estados Unidos. Barra de referencia = 10 cm. (Cortesía de R. Zimmer.)

La mayoría de los forónidos son hermafroditas. Los testículos y ovarios se encuentran detrás del estómago, en la parte posterior del celoma. Los gametos pasan al exterior a través de los nefridioporos, y de allí, quizá por medio de un surco ciliado externo, al espacio interior de los tentáculos, donde tiene lugar la fertilización externa. Los óvulos son fertilizados, generalmente, por esperma proveniente de otro individuo. En algunas especies, los adultos incuban sus huevos, manteniéndolos fijos entre los tentáculos gracias a unas secreciones del lofóforo. Tanto si son incubados como si no, los huevos se transforman en larvas actinotrocas, unas larvas parecidas a las trocóforas de los anélidos (Phylum A-23). En las especies que incuban a su descendencia, las larvas actinotrocas primero pasan un tiempo entre los tentáculos del adulto, para luego convertirse en miembros de vida libre del plancton marino. Finalmente, las actinotrocas se instalan en el tipo de sustrato más conveniente y se transforman en adultos. Los forónidos también se pueden reproducir por gemación, y pueden, asimismo, regenerar los lofóforos perdidos.

Los forónidos, ectoproctos y braquiópodos contienen lofóforos,










**B** Un individuo de *Phoronopsis harmeri* extiende sus tentáculos fuera de su tubo incrustado de granos de arena. Ejemplar obtenido de la llanura intermareal de la costa del Pacífico. Barra de referencia = 5 mm. (Cortesía de R. Zimmer.)

**C** Vista en sección transversal de *Phoronis* sp. (Dibujo de L. Meszoly; información de R. Zimmer.)

y por ello se piensa que probablemente tienen antepasados comunes. No obstante, algunos caracteres compartidos, por ejemplo el reducido tamaño de la cabeza, la secreción de un recubrimiento protector y el intestino en forma de U, son claramente adaptaciones al tipo de vida sésil y deben ser, al menos en parte, producto de una convergencia evolutiva. Los anélidos (Phylum A-23) y los moluscos (Phylum A-19) parecen tener antepasados comunes con los forónidos, puesto que la larva forónida, intensamente ciliada, tiene órganos excretores (protonefridios) parecidos a los de las larvas trocóforas de los otros dos *phyla*.

# A-18 Braquiópodos

Del latín *brachium*, brazo; del griego *pous*, pie.

*Argyrotheca*
*Crania*
*Dallinella*
*Glottidia*
*Hemithyris*
*Lacazella*
*Lingula*
*Megathyris*
*Notosaria*
*Terebratula*
*Terebratulina*





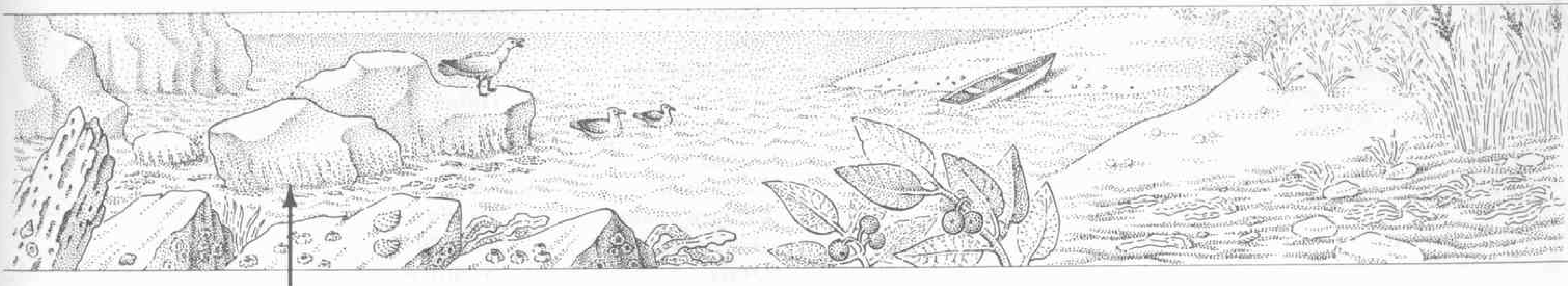
Tres braquiópodos articulados vivos de la especie *Terebratulina retusa*, obtenidos a una profundidad de unos 20 metros en Crinan Loch, Escocia. Barra de referencia = = 1 cm. (Cortesía de A. Williams; dibujo de L. Meszoly; información de A. Williams.)

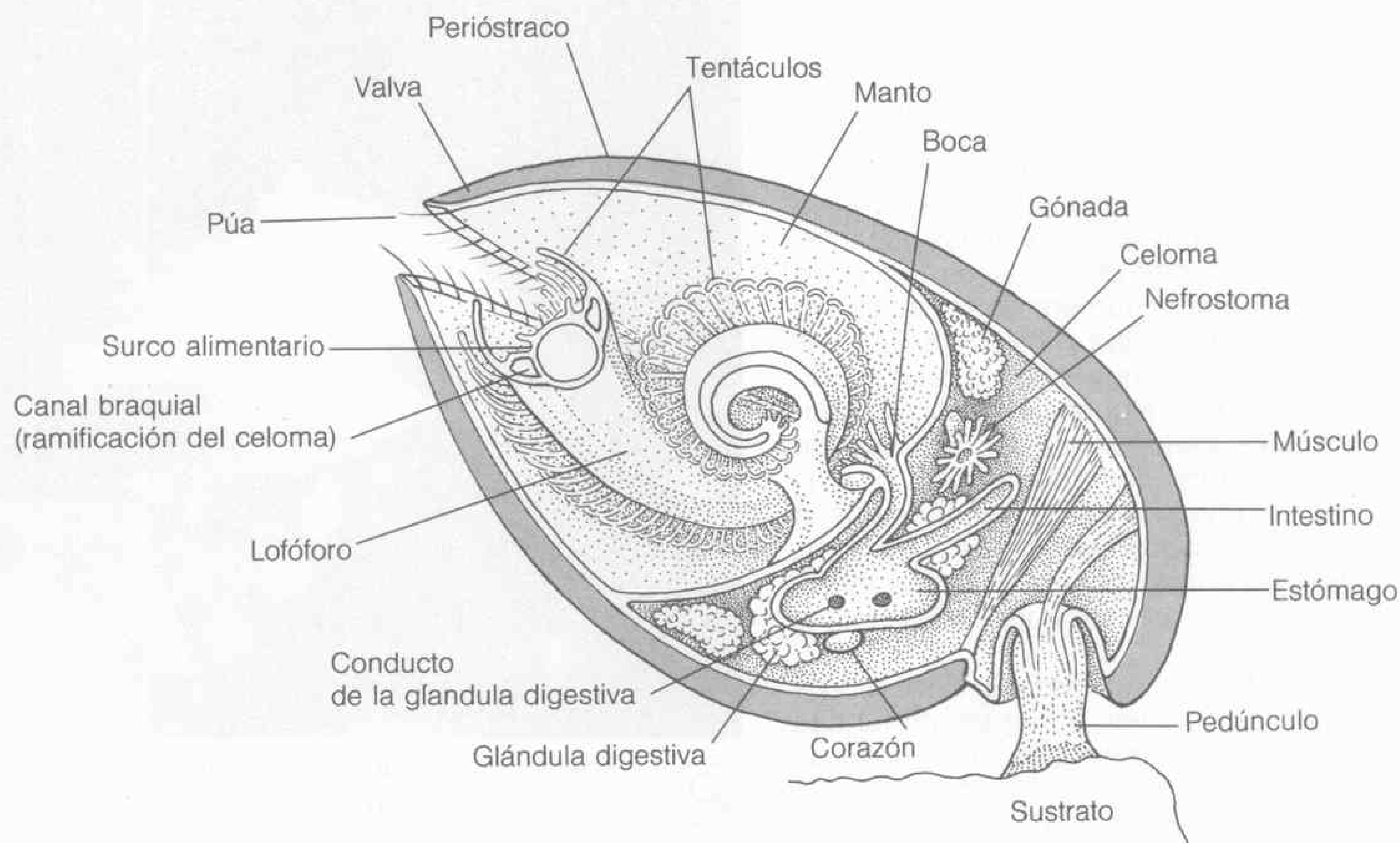
Los braquiópodos, animales intermareales o submareales, son las reliquias de un pasado glorioso. Estos animales medraron largo tiempo en la era Paleozoica, viviendo en varios tipos de hábitats diferentes, pero la mayoría de sus nichos han sido paulatinamente ocupados por otros *phyla* de aparición más reciente. Gracias a sus conchas de carbonato cálcico, que se conservan bien, se han podido encontrar y describir unas 30 000 especies extinguidas. *Lingula,* cuyos fósiles datan de hace unos 400 millones de años, podría ser el género más antiguo de animales todavía existentes en la actualidad.

Los braquiópodos se parecen superficialmente a las almejas (Phylum A-19, Moluscos), pero su simetría es totalmente diferente. Al igual que las almejas y otros bivalvos, los braquiópodos tienen dos conchas duras yuxtapuestas, pero la una es ventral y la otra dorsal, mientras que las conchas de los moluscos bivalvos se disponen a la derecha y a la izquierda del cuerpo del animal. A diferencia de los moluscos, y al igual que los ectoproctos (Phylum A-16) y los forónidos (Phylum A-17), los braquiópodos tienen un lofóforo, órgano captador de alimento que contiene varios tentáculos.

En los braquiópodos, la reproducción es siempre sexual y los sexos están separados. Los óvulos y los espermatozoides se producen en unos pares de gónadas, y luego son expulsados al mar, donde se efectúa la fertilización. El huevo fertilizado se transforma en una larva ciliada con algún parecido a la larva trocófora de los anélidos (Phylum A-23). Esta larva, de vida libre, se transforma generalmente en un adulto solitario, sésil, fijado por un pedúnculo a la superficie de la roca o a la de otros animales. El adulto tiene simetría bilateral y carece de cualquier tipo de segmentación.

La concha de los braquiópodos está recubierta, en su cara interna, por un tejido flexible, el manto, cuyas finas papilas penetran en la concha. Una fina estructura espiral de carbonato cálcico sostiene al lofóforo, que está unido a la superficie anterior del cuerpo del animal y ocupa el espacio que queda entre los lóbulos del manto. El «tronco» espiral del lofóforo, con una forma de W en sección transversal, está ribeteado por tentáculos cubiertos de cilios que facilitan la respiración haciendo circular el agua por la cavidad del manto. Estos cilios también arrastran a pequeños organismos comestibles hacia la boca, que, en la base del






ESQUEMA GENERAL DE UN BRAQUIÓPODO ARTICULADO

lofóforo, conecta con un breve esófago que se une a un estómago de mayor tamaño y a un intestino sin salida. En las paredes del estómago se encuentran uno o más pares de glándulas digestivas. Los braquiópodos tienen tres pares de músculos: uno sirve para abrir y cerrar las valvas de su caparazón, y los otros dos, uniéndose con el pedúnculo, posibilitan el movimiento del animal sobre sí mismo.

Los braquiópodos son animales celomados: se desarrollan a partir de tres capas germinativas, y su cavidad visceral es un celoma verdadero formado por el ensanchamiento del espacio mesodérmico. El amplio celoma, repleto de fluido, alberga los órganos internos, que se hallan sostenidos por delgadas membranas llamadas mesenterios. Algunas ramificaciones del celoma se extienden por el lofóforo y por los lóbulos del manto. Los braquiópodos tienen un pequeño corazón contráctil.

El sistema circulatorio de los braquiópodos es abierto: la sangre vuelve al corazón a través de los espacios intertisulares, en lugar de canalizarse por las venas. El sistema excretor consiste en dos tubos colectores de residuos disueltos que reciben el nombre de nefridios, situados a cada lado del intestino. Un extremo del celoma desemboca en una abertura llamada nefrostoma; el otro extremo conecta con la cavidad del manto. Aunque hay un anillo nervioso que rodea al esófago, no se encuentran órganos sensitivos especiales, como órganos de la vista o del oído.

Hay dos clases de braquiópodos: la clase Inarticulados y la clase Articulados. Los organismos de la clase Inarticulados carecen de charnelas entre sus valvas, las cuales tienen una forma muy similar. Las valvas se componen de un material quitinoso que contiene espículas calcáreas. Estos animales tienen ano. Los miembros de la clase Articulados, por su parte, carecen de ano. Sus valvas son muy distintas entre sí y están unidas por una charnela. Están compuestas de fosfato cálcico con quitina o escleroproteína. Algunas especies de esta clase carecen de pedúnculo.

# A-19 Moluscos

Del latín *molluscus*, blando.

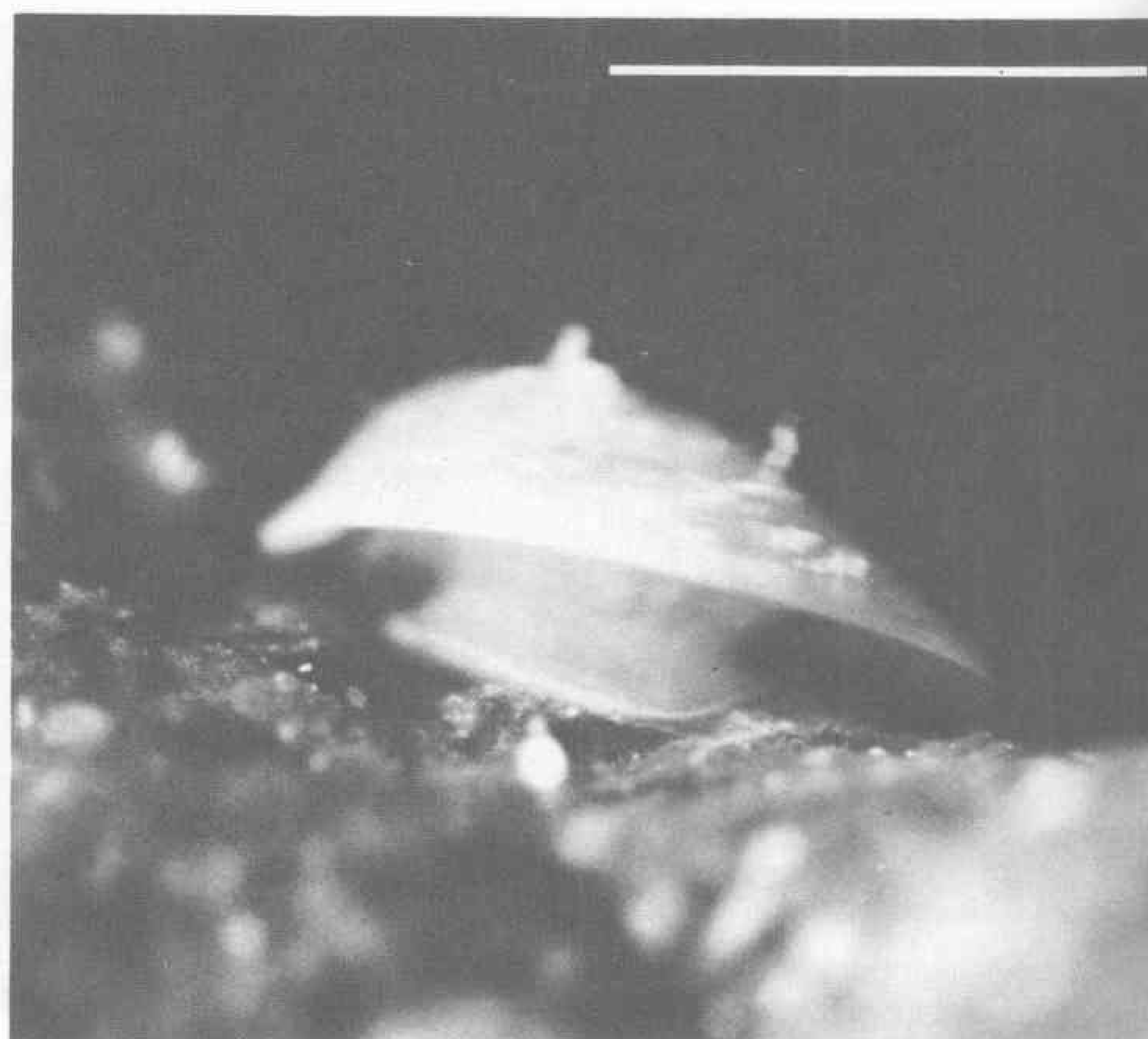
*Aplysia*
*Arca*
*Architeuthis*
*Argonauta*
*Busycon*
*Conus*
*Crepidula*
*Cryptochiton*
*Dentalium*
*Doris*
*Haliotis*
*Helix*
*Littorina*
*Loligo*
*Mercenaria*
*Murex*
*Mya*
*Mytilus*
*Nautilus*
*Neomenia*
*Neopilina*
*Pecten*
*Sepia*
*Teredo*
*Tridacna*
*Vema*

Los moluscos son animales de cuerpo blando, con una concha interna o externa. Todos los moluscos tienen un manto, pliegue de la pared corporal que se adhiere a la concha y segrega carbonato cálcico, material del que está formado dicha concha. Los moluscos se caracterizan por tener una rádula, una franja dura de quitina que se usa para captar alimento raspando y horadando el sustrato. Los moluscos viven en ambientes acuáticos o muy húmedos. Son habitantes conocidos de las zonas empantanadas, lodosas o arenosas, y también viven en los bosques, suelos, ríos, lagos y fondos abisales de los océanos.

Se han descrito unas 110 000 especies de moluscos, lo que los sitúa en el segundo puesto en cuanto a número de especies por *phylum*, a continuación de los artrópodos (Phylum A-27). Las conchas de los moluscos pueden ser muy bellas, presentando una gran variedad de colores y formas. Algunos moluscos producen tinta, que en algunos casos es luminiscente. El rango de tamaños de los moluscos es extremadamente amplio: el más pequeño no abulta más que un grano de arena, mientras que la almeja gigante *Tridacna* puede tener una anchura de 1,3 metros y el calamar gigante *Architeuthis*, el invertebrado de mayor tamaño conocido, puede superar los 20 metros, con los tentáculos extendidos.

Hay siete clases de moluscos. Los miembros de la clase Monoplacóforos tienen concha aplanada y viven en aguas profundas frente a la costa oeste del continente americano, en el golfo de Aden y en el sur del Atlántico. Son mejor conocidos por sus fósiles que por el material vivo actual. De hecho, los primeros organismos observados vivos de esta clase (los *Vema*, de la ilustración de estas páginas) fueron recogidos por un muestreador del fondo oceánico hace sólo unos pocos años (en 1977). La segunda clase, clase Aplacóforos, incluye los solenogastros, organismos vermiformes de aguas profundas. La clase Poliplacoforos incluye los quitones, que tienen cuerpos ovalados cubiertos por ocho placas. Viven adheridos al sustrato. Los miembros de la clase Pelecípodos, también llamados bivalvos, son los moluscos mejor conocidos. Este grupo incluye las almejas, mejillones, véneras y ostras. Tienen dos conchas, unidas por una charnela lateral, y un pie en forma de hacha. Carecen de cabeza y de tentáculos. La clase Gasterópodos comprende los caracoles y otros organismos afines. Su concha, en caso de que exista, es multicameral. Los gasterópodos carentes de caparazón tienen una estructura rígida interna. La clase Escalópodos comprende organismos con conchas en forma de colmillo de elefante, abiertas por ambos lados. Se entierran en el barro o la arena, perforando el sustrato con la cabeza y dejando el extremo de menor anchura en la superficie. La clase Cefalópodos incluye los pulpos, los calamares y el género *Nautilus*. Tienen una cabeza y brazos prensiles alrededor de su mandíbula en forma de pico.

En la mayoría de los moluscos los sexos están separados y la fertilización se efectúa en el agua. Algunos animales, por ejemplo

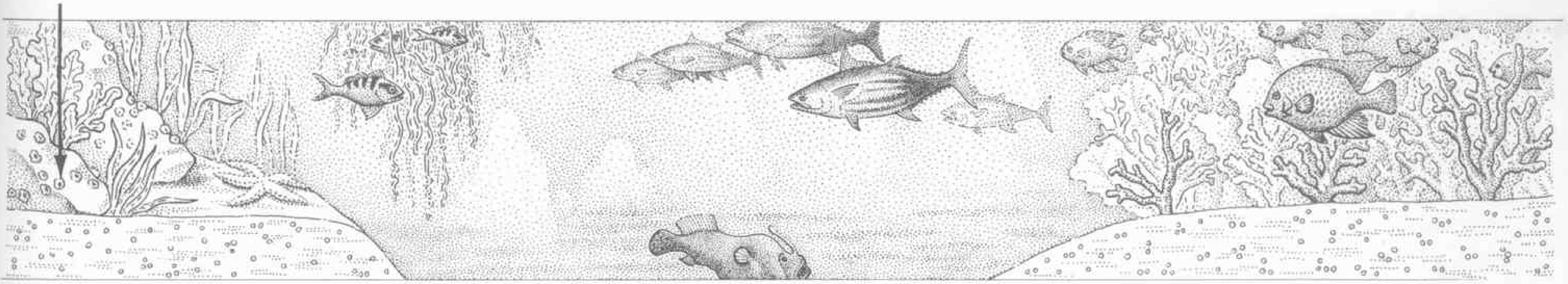


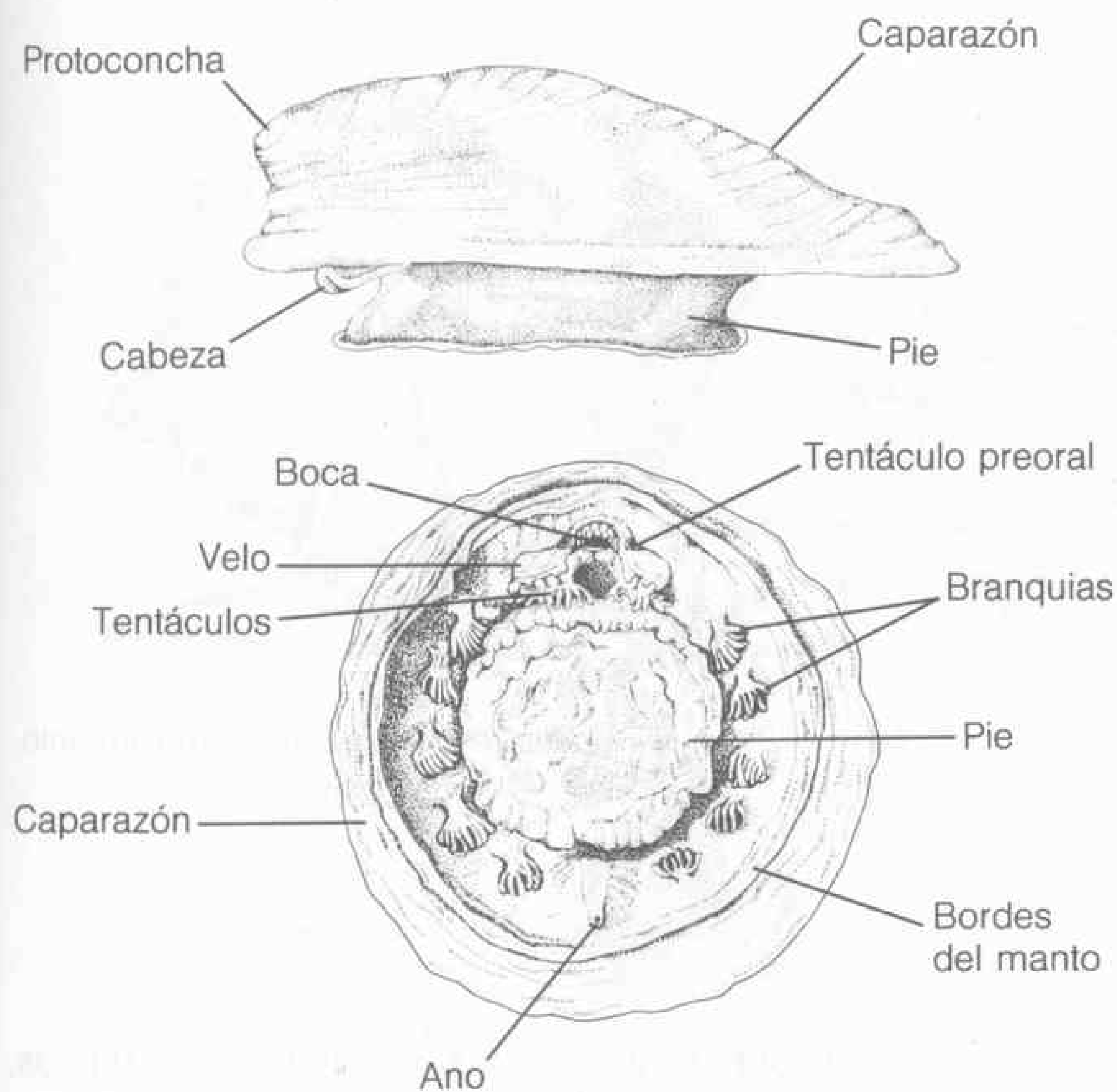


**A** El organismo de la ilustración, *Vema hyalina*, es, probablemente, el único molusco monoplacóforo vivo que ha sido fotografiado. Esta fotografía fue tomada a 400 m de profundidad, frente a la costa de la Isla Catalina, en California. Aunque se conocía la existencia de caparazones de *Vema* y *Neopilina* del Paleozoico, no fue hasta 1977 que se observó uno de estos moluscos vivo, siendo los más primitivos miembros del *phylum* vivos en la actualidad. Barra de referencia = 1 mm. (Cortesía de H. A. Lowenstam y C. Spada.)

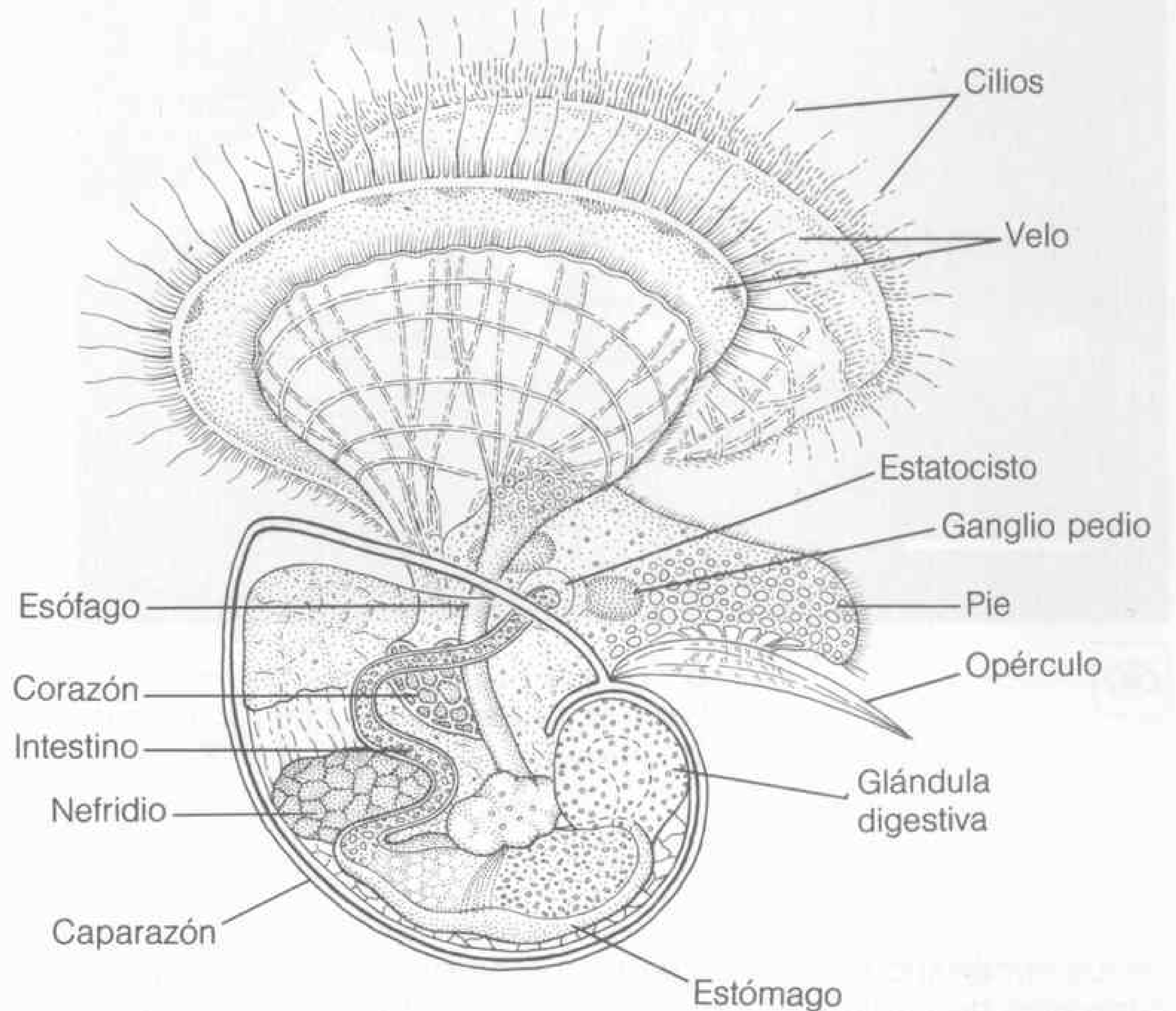
los caracoles terrestres, los nudibranquios (animales marinos de estructura parecida a los caracoles, sin concha), y algunos bivalvos son hermafroditas, aunque normalmente presentan fertilización cruzada. Algunos nudibranquios y ostras pueden cambiar de sexo, de macho a hembra y viceversa, varias veces en una temporada. Después del cortejo los cefalópodos machos utilizan un brazo especializado para transferir sus paquetes espermáticos al interior de la cavidad del manto de la hembra.

Las hembras de los pulpos limpian, airean y protegen sus huevos. Los huevos de los moluscos son depositados generalmente en paquetes gelatinosos, en estructuras como estuches de papel, en masas flotantes, en cápsulas de consistencia cór-






**B** Morfología externa de un monoplacóforo adulto, *Neopilina* sp. Las branquias manifiestan una segmentación. (Dibujo de L. Meszoly; información de J. H. M. McLean.)

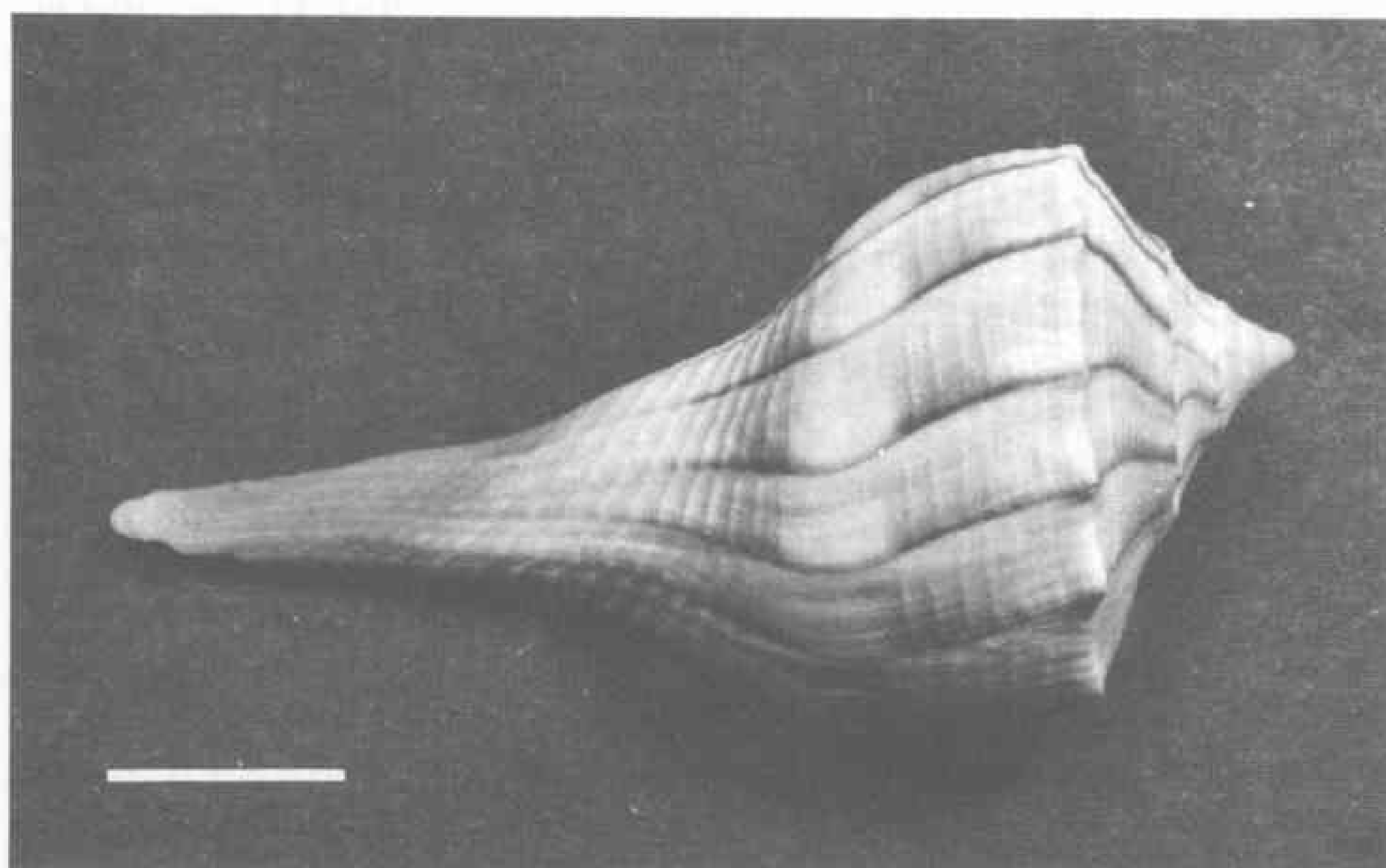



**C** Larva velígera de un molusco gasterópodo; vista lateral en posición para la natación. Esquema general, basado en *Crepidula*. (Dibujo de L. Meszoly; información de K. E. Hoagland.)

nea o en anillos arenosos. De ellos surgen unas larvas trocóforas (como las de los anélidos, Phylum A-23) de vida libre en el plancton, que luego se transforman en larvas velígeras (v. fig.). Algunas almejas de agua dulce y algunos quitones incuban a sus pequeños y, en el caso de algunas litorinas, los descendientes incluso «nacen» ya formados. Los huevos de los caracoles terrestres y de los cefalópodos se convierten directamente en adultos sin pasar por los estadios larvales.

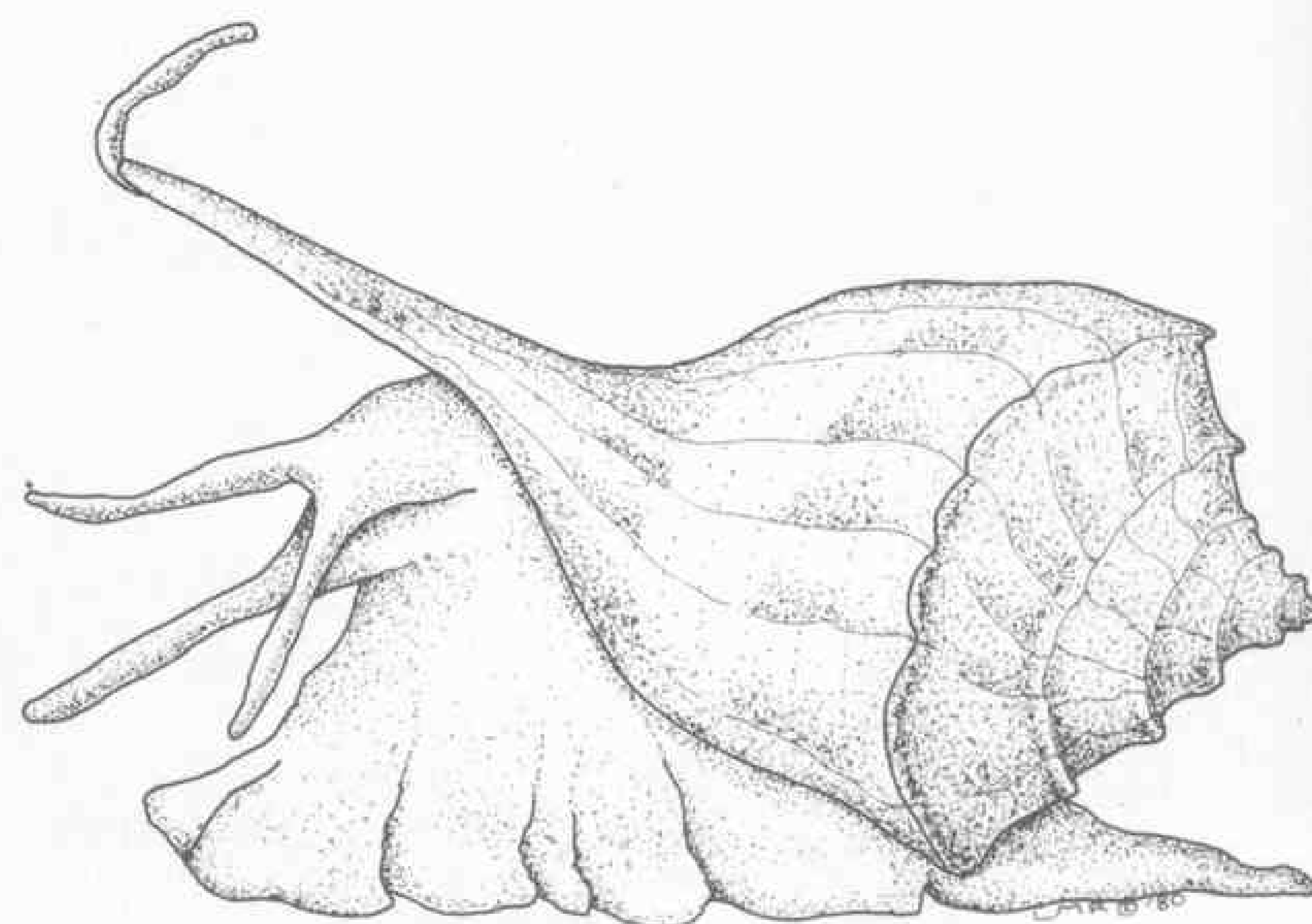
Los bivalvos y algunos caracoles son sedentarios y se alimentan por filtración del agua del mar. Sus branquias cubiertas de mucílago atrapan partículas nutritivas y las empujan hacia los palpos, unos opérculos ciliados que se hallan sobre la boca, donde el alimento es seleccionado. Muchos moluscos de gran tamaño se alimentan de crustáceos, peces y otros moluscos. Los tentáculos ciliados de los escafópodos examinan la arena en busca de foraminíferos (Phylum Pr-17). Los quitones, caracoles y nudibranquios usan sus rádulas dentadas para raspar el sustrato y obtener un sustento de células algales y vegetales. Los dientes de algunos quitones están recubiertos de magnetita, un compuesto inorgánico de hierro. Muchos moluscos tienen una estructura llamada estilo, que es accionada por algunos cilios para empujar unas tiras mucosas cargadas de alimento hacia el estómago. El estilo también segrega unos enzimas digestivos. El alimento se mueve a través del intestino gracias a la acción de los cilios.

Los moluscos acuáticos intercambian gases a través de la superficie de su cuerpo. Los espectaculares penachos dorsales





**D** La concha de *Busycon perversens.* Barra de referencia = 1 cm. (Cortesía de T. Reeves.)



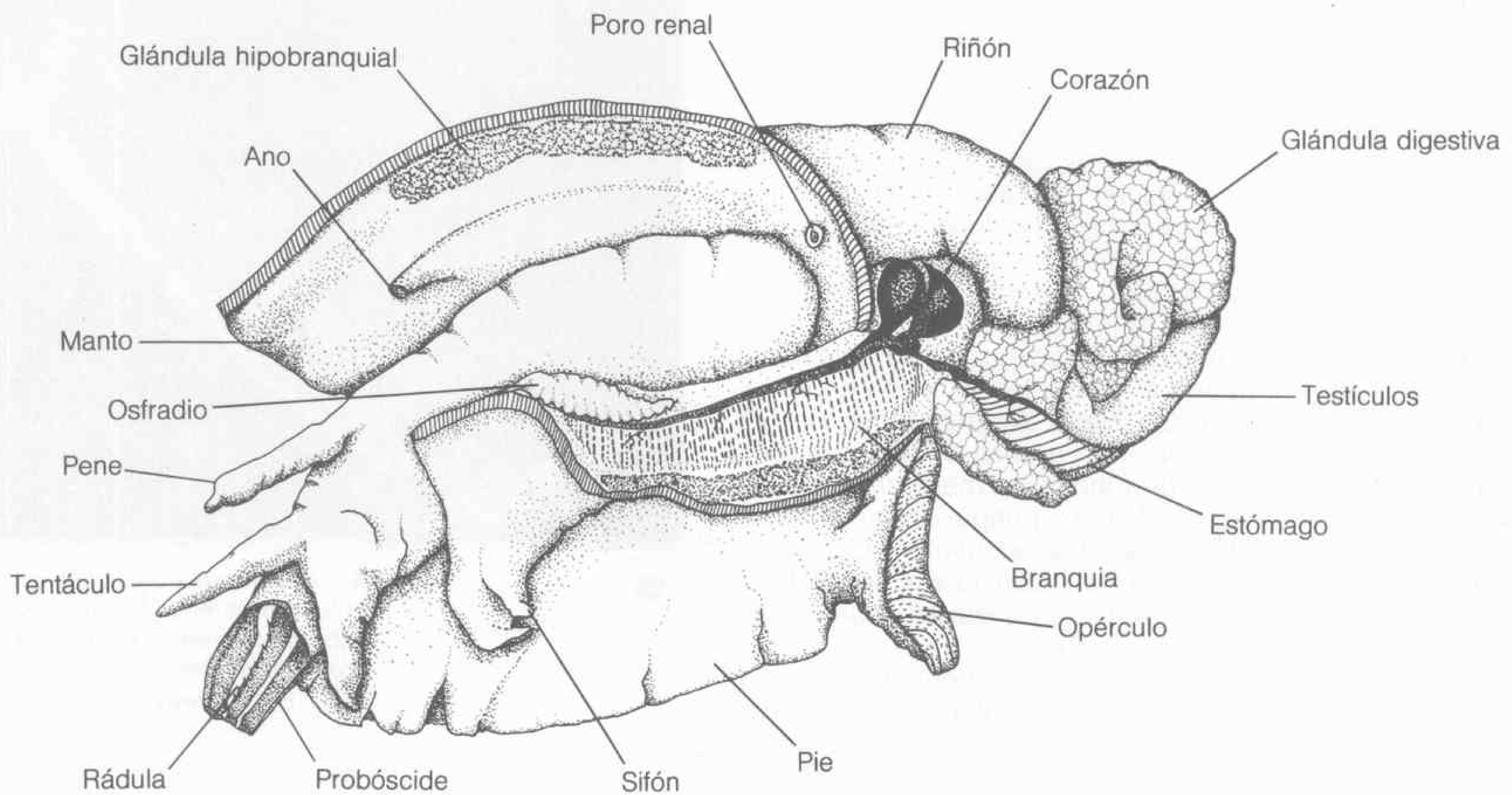
**E** *Busycon perversens* en movimiento. (Dibujo de L. M. Reeves.)

de los nudibranquios sirven para intercambiar gases. En algunos caracoles de jardín y de agua dulce, el manto tiene una función similar a la de un pulmón respiratorio. Los escafópodos carecen de corazón, branquias y vasos sanguíneos. Otros moluscos tienen un corazón dorsal que bombea sangre a través de vasos sanguíneos u otras cavidades. Algunos gasterópodos y calamares tienen también corazones accesorios. Los moluscos tienen unos órganos excretores bien desarrollados. El sistema nervioso de los moluscos consiste generalmente en un par de ganglios, unos cordones nerviosos y unos órganos de equilibrio llamados estatocistos. Los cefalópodos y las véneras tienen ojos bien desarrollados con córnea, lente y retina.

Centenares de especies de moluscos proporcionan alimento a los hombres. El primer acuacultor conocido, el romano Sergius Orata, cultivó ostras en el siglo I a. de C. También se utilizan las conchas de los moluscos para esculpir objetos decorativos (botones, camafeos, herramientas, trompetas y objetos sagrados o decorativos). Algunos mejillones de agua dulce y las ostras segregan nácar sobre las partículas que les molestan. La concha interna del cefalópodo *Sepia* se coloca en las jaulas de aves para que los pájaros enjaulados afilen sus picos. De la tinta de la sepia se prepara un pigmento pardo muy usado por los artistas. Una secreción amarilla de *Murex,* un gasterópodo marino, constituyó la base del tinte de púrpura real o de Tiria, usado por los fenicios. Los caparazones de los escafópodos fueron usados como moneda por los indios americanos de la costa oeste. Los indios de la costa este extraían de los berberechos una sustancia dura, el «roanoke», y la usaban también como moneda. *Mercenaria,* una conocida almeja comestible, era el material del que se obtenían unas cuentas de color púrpura usadas, asimismo, como moneda. Unas rutas comerciales desde California hacia el interior han podido ser reconstruidas siguiendo la distribución de las conchas de las orejas de mar.

Los moluscos son depredados por varios animales, por ejemplo ballenas, morsas y bacalaos. Algunos caracoles dulceacuícolas son huéspedes intermediarios de agunos parásitos trematodos (Phylum A-6), como los que causan la bilharziosis (esquistosomiasis). Las ostras y algunos bivalvos tienen importancia económica porque causan perforaciones en las rocas de los malecones y en la madera de los barcos. Las babosas y caracoles terrestres constituyen, algunas veces, unas verdaderas plagas de huertos y jardines.

Los moluscos están bien documentados en el registro fósil gracias a la dureza de sus caparazones. Las conchas de *Nautilus* son utilizadas para la identificación de estratos del Cámbrico inferior. Los bivalvos aparecen en el Cámbrico medio, mientras




**F** Morfología interna de *Busycon perversens* de sexo masculino. (Dibujo de L. M. Reeves.)

que los quitones, cefalópodos y gasterópodos lo hacen en el Cámbrico superior. Los escafópodos fósiles más antiguos provienen de sedimentos del Devónico. Los pulpos aparecen bastante recientemente en el registro fósil, en el Cretácico, hace unos 65 millones de años. Los calamares, los cefalópodos más modernos, aparecen posteriormente, en el Terciario.

La relación de los moluscos con los otros *phyla* es objeto de controversia. Los moluscos tienen un celoma verdadero, el cual forma una cavidad alrededor del corazón y la gónada. Debido a que su forma larval es una trocófora, y por su embriología, algunos zoólogos opinan que los moluscos comparten antecesores en común con los anélidos (Phylum A-23) y los platelmintos (Phylum A-6). Características como la digestión en el interior de células en lugar de en una cavidad estomacal, la organización de su sistema nervioso, los cilios externos, y su movimiento deslizante y reptante por medio de ondulaciones ventrales, relacionan más estrechamente a los moluscos con los platelmintos que con los anélidos. Algunos científicos creen que el monoplacóforo *Vema* y su pariente cercano *Neopilina,* los cuales, antes del año 1952 sólo eran conocidos como fósiles del Cámbrico inferior, son muy semejantes a los moluscos ancestrales. Otros creen que la segmentación de los monoplacóforos vivos derivó secundariamente por una replicación de los fragmentos de su cuerpo, y que los moluscos ancestrales probablemente tendrían un cuerpo blando parecido a las larvas trocóforas o a los platelmintos.

# A-20 Priapúlidos

Del latín *priapulus*, pequeño pene.

*Halicryptus*
*Maccabeus*
*Priapulus*
*Tubiluchus*

Los priapúlidos son gusanos cortos, rechonchos, exclusivamente marinos. Constituyen un modesto *phylum* protostomado del que se sabe poco. Tienen una corta probóscide llamada presoma, claveteada de papilas espinosas, y una boca retráctil. Su tronco tiene de 30 a 100 segmentos superficiales cubiertos de espinas y verrugas. *Tubiluchus corallicola* tiene una larga cola retráctil; miembros del género *Priapulus*, del que toma nombre el *phylum*, tienen uno o dos apéndices caudales retráctiles. Otros géneros, como *Halicryptus* y *Maccabeus* no tienen estos apéndices caudales. El priapúlido de menor tamaño es *Maccabeus tentaculatus*, de 2 mm de longitud, mientras que el mayor es *Priapulus caudatus*, de 8 cm de longitud.

Los priapúlidos se entierran o permanecen parcialmente sepultados con sus bocas surgiendo a ras del fondo. Viven en estuarios aunque pueden encontrarse hasta profundidades de 500 metros. *Tubiluchus corallicola* vive en arenas coralinas o en el limo y barro de las aguas poco profundas del mar Caribe y frente a las islas Bermudas. Se han citado otros priapúlidos en el Ártico, en las costas de América del Norte (Massachusetts y California), desde el Báltico y el mar del Norte hasta el sur de Bélgica, alrededor de la Patagonia, en el Antártico, y en las aguas frías y profundas frente a la costa de Costa Rica.

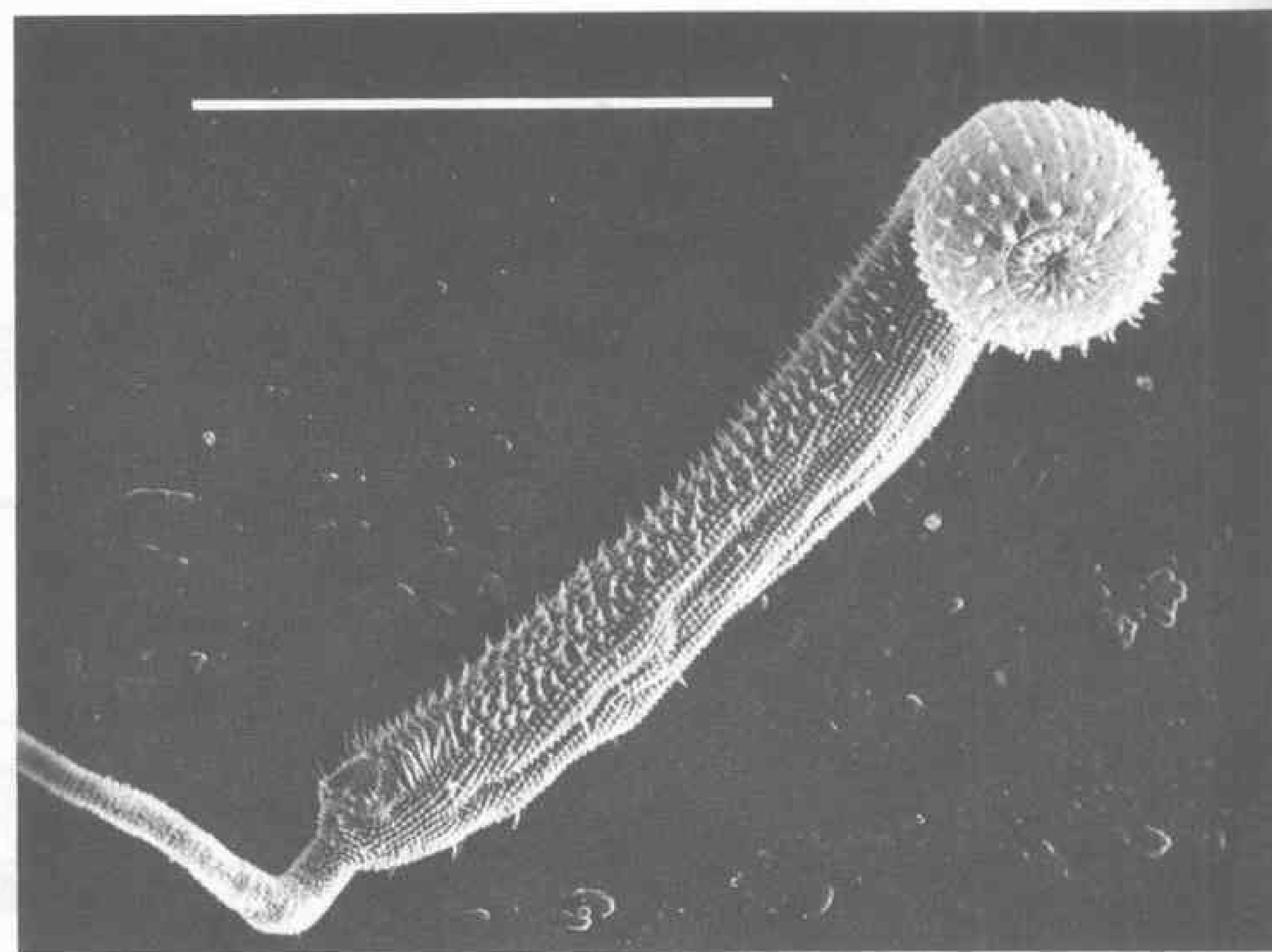
Los cuerpos de los priapúlidos están segmentados externamente en anillos, pero no hay segmentación interna. Unos músculos circulares y longitudinales, que se sitúan justo por debajo de la pared corporal, rodean el intestino y proporcionan el empuje para introducir sus cuerpos en el lodo. Los priapúlidos penetran en el sustrato alternando el anclaje de su parte anterior y posterior. A diferencia de otros gusanos que se entierran, los priapúlidos no mantienen corrientes de agua hacia el interior de sus agujeros.

Los priapúlidos son carnívoros; comen anélidos poliquetos (Phylum A-23) y otros priapúlidos. La presa es capturada por unas espinas curvadas que rodean a la boca y el animal capturado es engullido por entero. Mientras se va alimentando, la probóscide y la boca se extienden y se contraen varias veces, pasando el alimento hacia la faringe, un órgano musculoso y dentado. El alimento es digerido a medida que discurre por el intestino, que desemboca en un recto y un ano.

*Priapulus caudatus* tiene sangre, ya que por el fluido del celoma circulan unas células que contienen hemeritrina, el pigmento transportador de oxígeno. El modo de respiración de los priapúlidos todavía no se conoce bien. El apéndice caudal de *Priapulus* podría funcionar como lugar de intercambio de gases o tener un papel de quimiorreceptor. Sin embargo, puede ser cortado sin que el animal (que regenera el apéndice) perezca y, por consiguiente, han de existir otros modos de intercambio gaseoso.

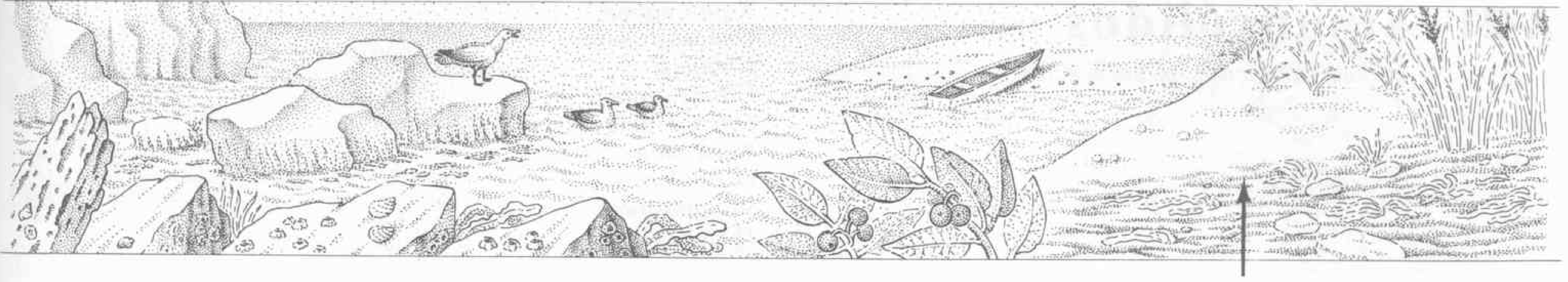
Alrededor de la faringe y dentro de la pared corporal se encuentra un collar de tejido nervioso llamado el anillo nervioso. Este collar se halla conectado a un único cordón nervioso que se extiende ventralmente por todo el cuerpo del animal y que tiene ganglios, de los que salen unos nervios periféricos. Por toda su superficie corporal surgen unos bultos emergentes o papilas, que se cree son órganos sensitivos. Las dos gónadas de los priapúlidos son tubulares. Su sistema excretor consiste en un par de protonefridios, túbulos ciliados captadores de sustancias residuales. Los protonefridios y las gónadas usan un mismo conducto, que termina en un nefridioporo. Hay dos nefridioporos, uno a cada lado del cuerpo del priapúlido en su zona caudal.

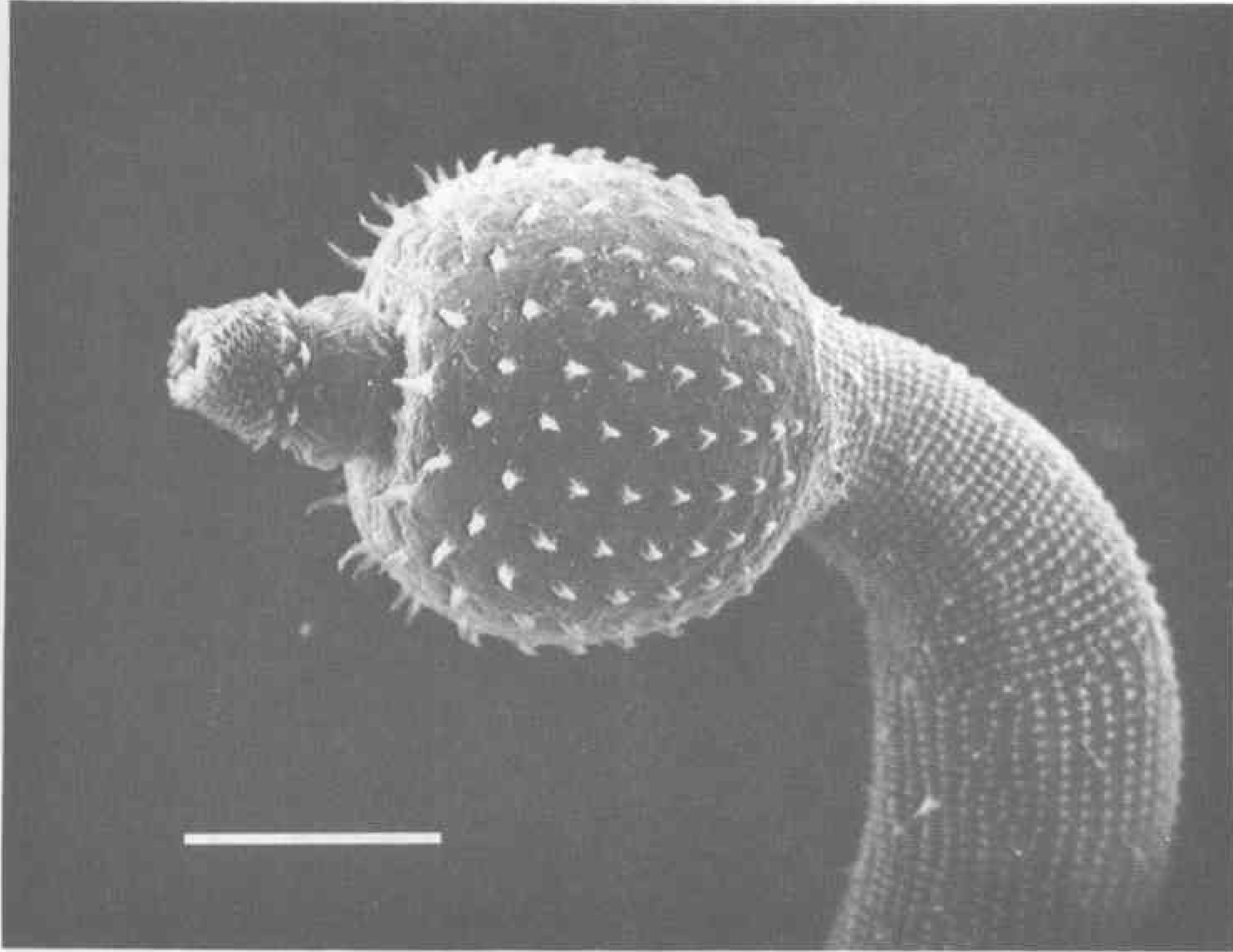
En los priapúlidos, los sexos están separados, pero tienen la misma apariencia exterior. Se cree que el género *Maccabeus* se reproduce partenogenéticamente puesto que se han encontrado sólo organismos femeninos. En la costa escandinava, la freza se realiza en invierno. La fertilización es externa (los óvulos y los espermatozoides son liberados al mar). Los huevos se convierten en larvas, distintas de los adultos. Las larvas se hallan recubiertas por una cutícula compuesta por ocho placas: tres en la zona dorsal, tres en la zona ventral y dos diminutas placas, una dorsal





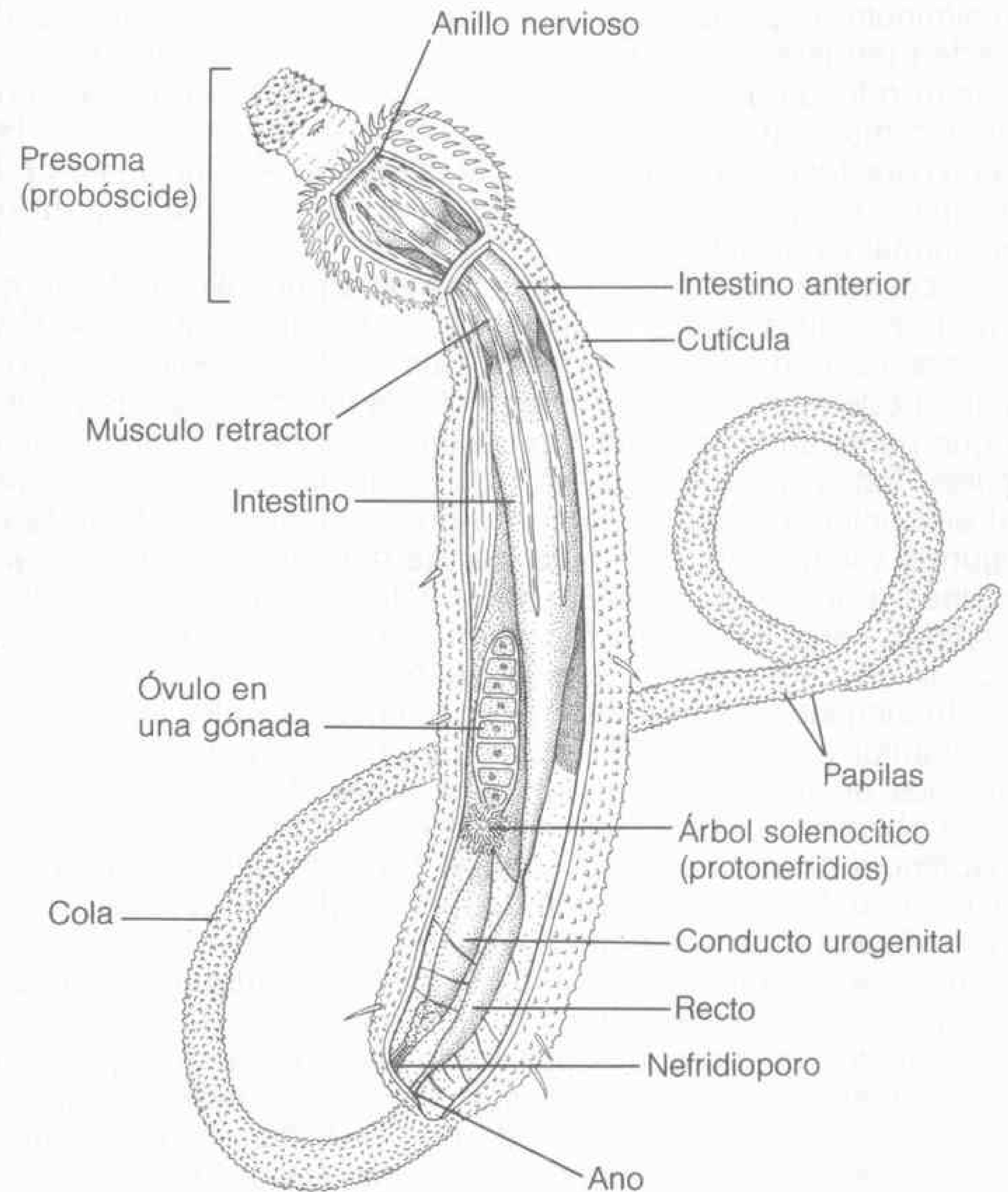

**A** *Tubiluchus corallicola*, un priapúlido adulto obtenido de entre las masas algales submareales en Castle Harbor, Bermudas. MEB, barra de referencia = 0,5 mm. (Cortesía de C. B. Calloway).





S

**B** Presoma de *T. corallicola* en el que se observa su probóscide retráctil. MEB, barra de referencia = 0,1 mm. [Cortesía de C. B. Calloway (A, B de *Marine Biology),* 31 (1974), 161-174).]




**C** Morfología de una hembra adulta de *T. corallicola.* (Dibujo de L. Meszoly; información de C. B. Calloway.)

y otra ventral, situadas en el margen anterior del tronco. Tienen púas con glándulas adhesivas y viven sobre el barro. Después de una serie de mudas, adquieren su morfología adulta. Los adultos continúan cambiando periódicamente su cubierta quitinosa.

El registro fósil de estos gusanos es deficiente. Las semejanzas entre los priapúlidos y los pseudocelomados (probóscide, segmentación superficial, forma de las larvas y protonefridios ciliados) probablemente son sólo superficiales. La espaciosa cavidad visceral de los priapúlidos está rodeada de mesenterios, o tejidos finos, lo que es considerado como un celoma verdadero. El descubrimiento de este hecho, en 1961, provocó un cambio en la consideración de este *phylum,* que pasó de pseudocelomado a celomado. No obstante, la relación evolutiva de los priapúlidos con otros *phyla* celomados es muy incierta.

# A-21 Sipuncúlidos

Del latín *siphynculus,* pequeña pipa.

*Aspidosiphon*
*Dendrostomum*
*Golfingia*
*Lithacrosiphon*
*Onchnesoma*
*Phascolion*
*Phascolopsis*
*Siphonostoma*
*Themiste*

Los sipuncúlidos son animales marinos. Tienen simetría bilateral y son insegmentados. Muchos de ellos tienen tentáculos ciliados ramificados alrededor de su boca. La mitad o el tercio anterior de su cuerpo consiste en un órgano contráctil tachonado de diminutas espinas o papilas llamado trompa. Los sipuncúlidos pueden retraerse como telescopios, y cuando la trompa se encuentra retraída en el interior de su rollizo tronco, adquieren un aspecto muy parecido al de los cacahuetes. Al enterrarse en la arena o los fondos lodosos, los sipuncúlidos extienden su trompa y dilatan su extremo; luego, cuando la trompa se retrae, el cuerpo del animal es arrastrado.

Se conocen más de 300 especies de sipuncúlidos. Algunos tienen sólo unos pocos centímetros de longitud; otros pueden alcanzar casi un metro de longitud. Sus elásticas paredes corporales pueden estar diversamente coloreadas, con colores como el gris perla, amarillo o marrón oscuro, y presentan tintes iridiscentes. Estos gusanos excavan unos túneles cerrados por su extremo inferior y los recubren de una sustancia mucilaginosa. Algunos viven entre las raíces de los manglares y de plantas marinas, por ejemplo de *Zoostera.* Otros anidan en arrecifes coralinos. Otros viven bajo rocas, en el interior de tubos de anélidos o en caparazones vacíos de moluscos. La mayoría de los sipuncúlidos habitan los mares templados entre los niveles de pleamar y bajamar. Sin embargo, se han encontrado algunas especies en mares polares, mientras que otras moran en las zonas abisales, a unos 7000 metros de profundidad.

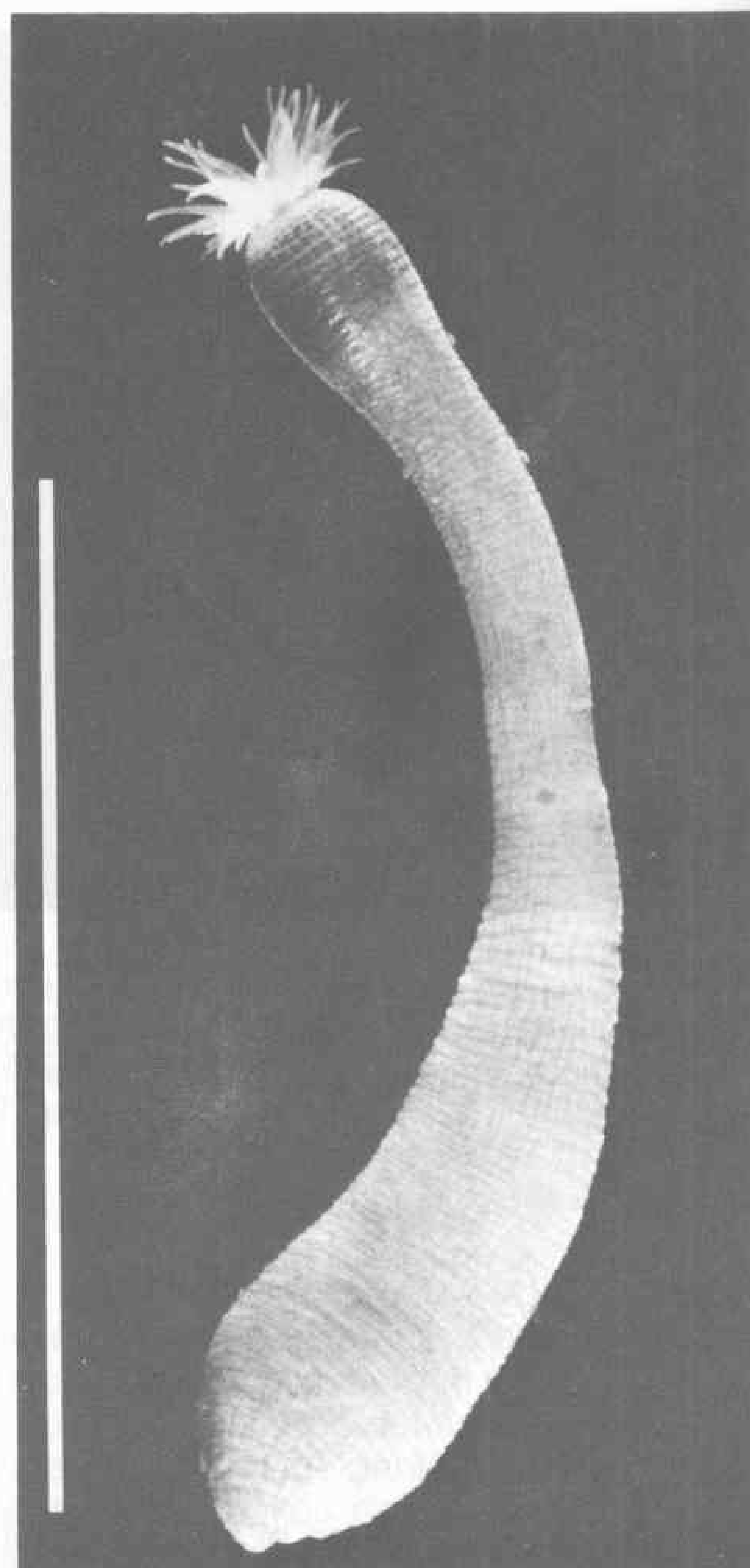
*Golfingia procera* es una especie parásita que succiona las vísceras de *Aphrodite,* el ratón de mar (Phylum A-23, Anélidos).

Los sipuncúlidos son poco abundantes (probablemente constituyen un porcentaje inferior al 0,5 % de los invertebrados en las comunidades bénticas más comunes). La más elevada densidad citada es de 700 individuos por metro cuadrado y se registró en la zona intermareal de los arrecifes calizos de Hawaii. Los sipuncúlidos tienen una gran capacidad de bioturbación (levantan y airean el sedimento de los fondos de bahías poco profundas, al igual que hacen las lombrices en los suelos terrestres).

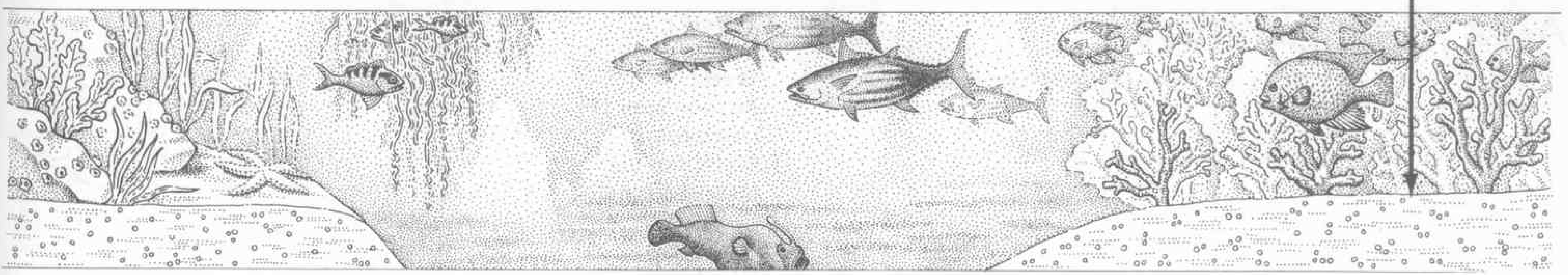
Su espaciosa cavidad visceral, un celoma verdadero, carece de órganos circulatorios y respiratorios. En algunas especies, como *Dendrostomum,* se constata la presencia de hemeritrina, un pigmento transportador de oxígeno, en el fluido de los tentáculos (el celoma no se extiende por ellos).

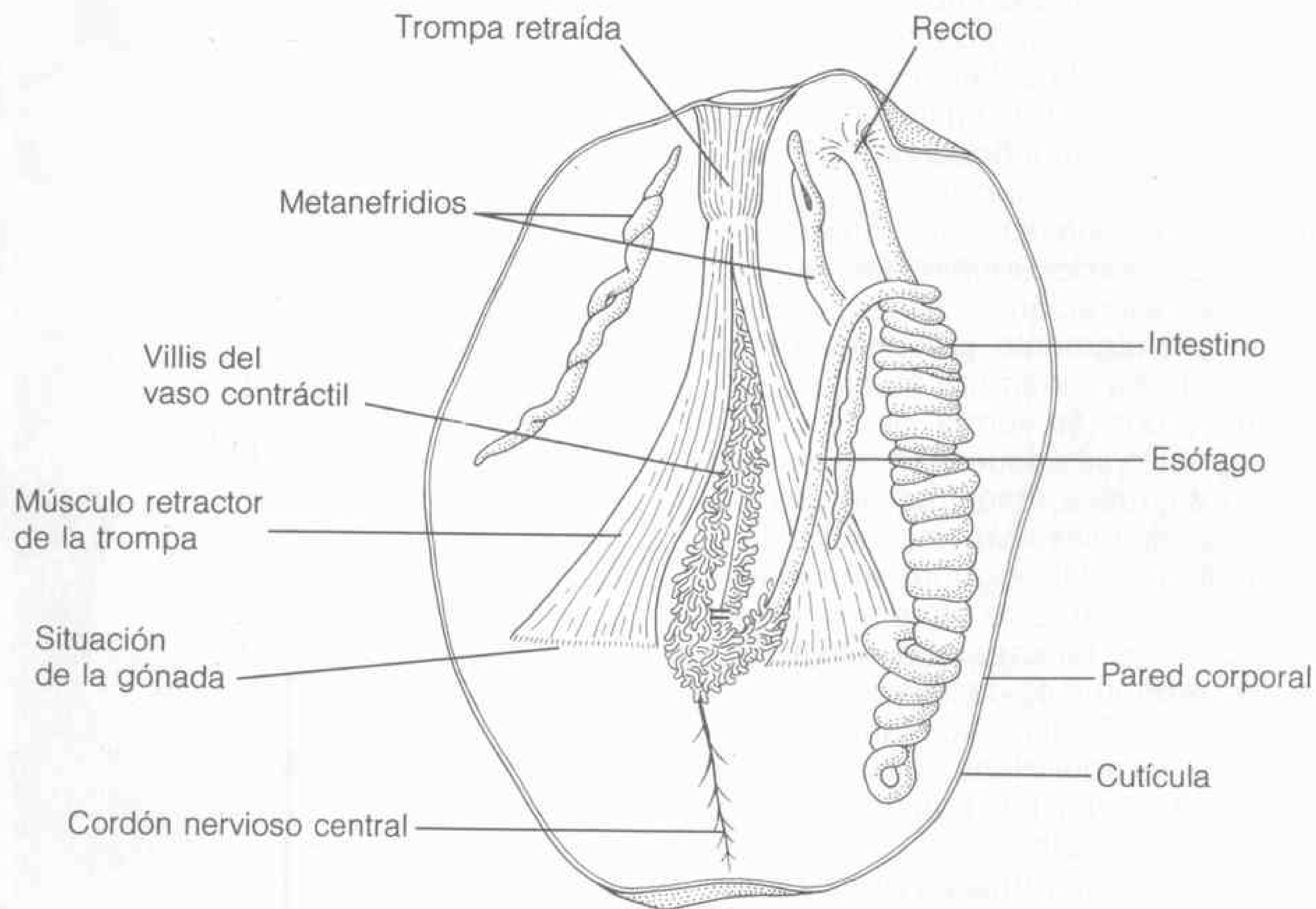
Los sipuncúlidos se alimentan de diatomeas y de otros protoctistas, larvas, detritos del fondo y películas algales recogidas de sobre las rocas. Algunos usan sus tentáculos impregnados de mucílago para capturar alimentos, que son transportados hacia la boca por unos cilios que recubren los tentáculos. No obstante, el 10 % de la nutrición de los sipuncúlidos está cubierto por la ingestión de materia orgánica disuelta. Un surco ciliado empuja al alimento a través del intestino, muy enrollado sobre sí mismo, el cual desemboca en un ano en la superficie dorsal anterior del





*Themiste lageniformis,* un gusano sipuncúlido encontrado en Indian River, Fort Pierce, Florida, con la trompa y los tentáculos extendidos. Barra de referencia = 0,5 cm. El dibujo es una sección transversal de *T. lageniformis* con la trompa retraída. (Fotografía por cortesía de W. Davenport; dibujo de L. Meszoly; información de M. E. Rice.)






animal. Unos metanefridios recogen los residuos disueltos y los expulsan por unos nefridioporos cercanos al ano. Con los orificios excretores dispuestos de este modo, los sipuncúlidos no necesitan moverse de su guarida para defecar. Su principal desecho nitrogenado está en forma de amoníaco.

El sistema nervioso de los sipuncúlidos es bastante sencillo. Tienen un cerebro bilobulado sobre el esófago. Este cerebro conecta con un cordón nervioso ventral. El cuerpo y la superficie de los tentáculos contiene unas papilas sobresalientes ciliadas, que presumiblemente son órganos sensitivos. Los sipuncúlidos tienen también ocelos pigmentados formados por células ciliadas fotorreceptoras.

El tejido reproductivo de los sipuncúlidos se sitúa, de modo apenas apreciable, en la base de los músculos retractores. Aunque estos gusanos tienen los sexos separados, éstos no pueden distinguirse externamente. Las hembras tienden a ser más abundantes. En las hembras, los gametos maduros son depositados en el celoma, donde, en forma de ovocitos, acumulan sustancias de reserva y se transforman en huevos. Los machos liberan espermatozoides, los cuales inducen la descarga de los huevos a través de los nefridioporos de las hembras. La fertilización se efectúa en el agua. Los sipuncúlidos tienen cuatro modelos de desarrollo que varían según la especie. Algunos se transforman directamente en adultos sin pasar por las fases larvarias; otras, se desarrollan indirectamente: forman larvas trocóforas, como las de los anélidos (Phylum A-23), que nadan antes de establecerse en el fondo. Unas pocas especies, como *Aspidosiphon,* se reproducen asexualmente por fisión transversal, y aún hay otras que producen unas formas muy distintas llamadas larvas pelagosferas, que pueden permanecer durante meses en el plancton.

Los sipuncúlidos, los equiúridos (Phylum A-22), y los anélidos (Phylum A-23), son *phyla* muy antiguos, todos ellos con larvas trocóforas. El famoso paleontólogo C. D. Walcott describió unos fósiles sipuncúlidos del Cámbrico; no obstante, se trata, probablemente, de fósiles de priapúlidos. Los sipuncúlidos, que son protostomados, seguramente descienden de predecesores de tipo anélido antes de que éstos desarrollaran la segmentación de sus cuerpos.

# A-22 Equiúridos

Del griego *echis*, serpiente; del latín *-ura*, dotados de cola.

*Bonellia*
*Echiuris*
*Ikeda*
*Lissomyema*
*Listriolobus*
*Metabonellia*
*Ochetostoma*
*Tatjanellia*
*Thalassema*
*Urechis*

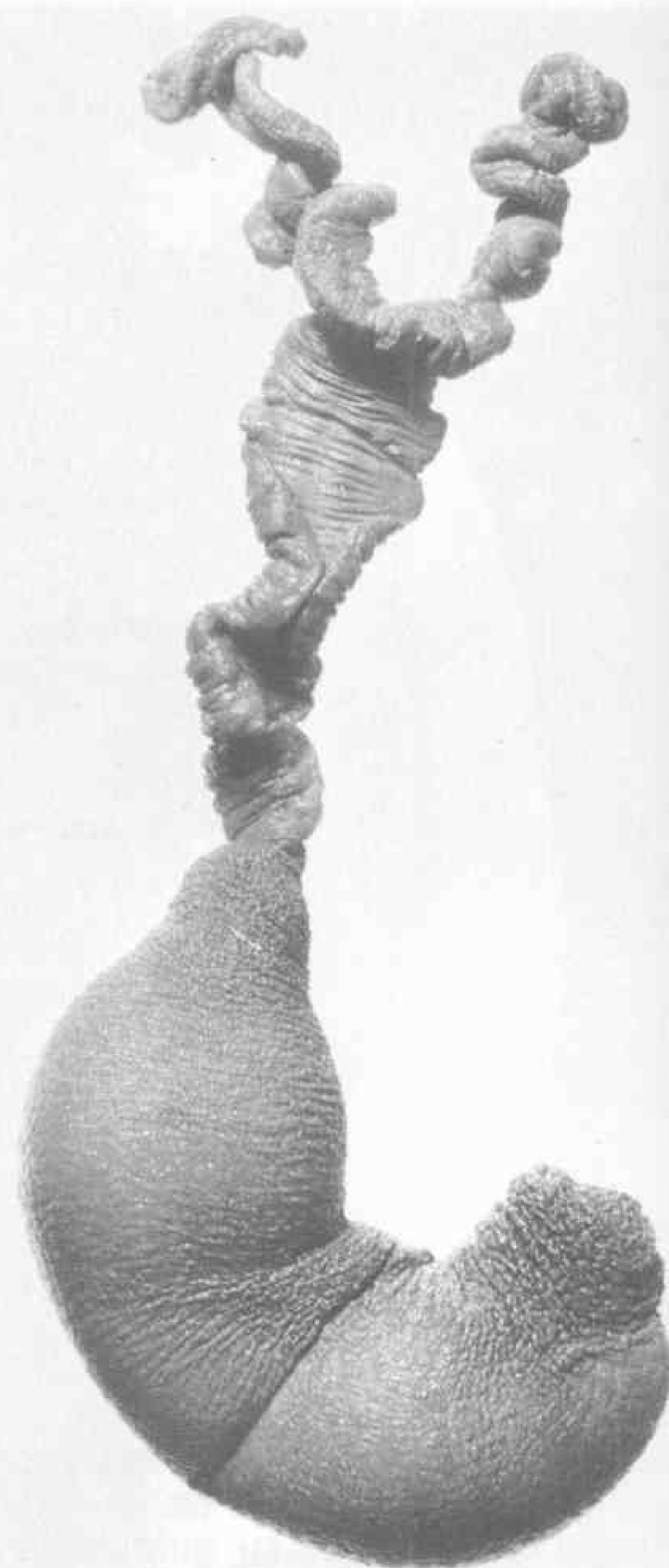
Los equiúridos son gusanos marinos de blando y rechoncho cuerpo, cilíndricos u ovoides. Muchos tienen una superficie rugosa cubierta de púas. La mayoría de ellos poseen un tronco corto y regordete con una probóscide móvil. Los tamaños de los equiúridos van desde unos pocos milímetros hasta cerca de 40 cm de longitud, y aún pueden extender mucho su probóscide hasta alcanzar longitudes de 1,5 metros. Se han descrito cerca de 130 especies. Pueden ser marrones, grises, rojos, amarillos, rosados o transparentes. La especie verde *Bonellia tasmanica (Metabonellia tasmanica)* debe su coloración al alimento que ingieren: la verde «bonellina» es un pigmento porfírinico derivado de la clorofila *a* de las algas que acostumbra a comer.

Los equiúridos viven en unos tubos en forma de U o en hendiduras de la roca. Muchas especies se encuentran en mares templados poco profundos, o en estuarios; mientras que otras viven en los mares polares. Algunas de ellas viven a profundidades de 10 000 metros en las zonas abisales. Algunas moran en conchas abandonadas o tecas pertenecientes a otros animales, como por ejemplo *Thalassema*, que vive en caparazones vacíos de erizos de mar. Se conocen pocos enemigos de los equiúridos; uno de ellos, la manta-raya (Phylum A-32) utiliza su blando cuerpo como una ventosa para extraer a los equiúridos de sus madrigueras. En las costas del mar del Norte, los equiúridos son usados como cebo para la pesca del bacalao.

Para construir sus túneles, los equiúridos encajonan la parte anterior de su tronco en la arena o el barro; luego, cuando la parte posterior es arrastrada y queda fija, la parte anterior vuelve a horadar y a encajarse de nuevo. *Echiurus pallasii* tarda unos 40 minutos en enterrarse, desapareciendo de la vista, pero otras especies aún trabajan más deprisa. Los escondrijos de los equiúridos son muy distintivos; descienden en diagonal unos 50 cm, luego discurren horizontalmente desde 15 cm hasta 1 m, y luego, se dirigen verticalmente hacia la superficie. Partículas de barro arrastradas por el fondo pueden obturar algunas partes del túnel no ocupadas, pero, en tanto dura la marea alta, siempre queda abierto un canal de tamaño de un pincel por el que el equiúrido extiende su trompa en busca de alimento.

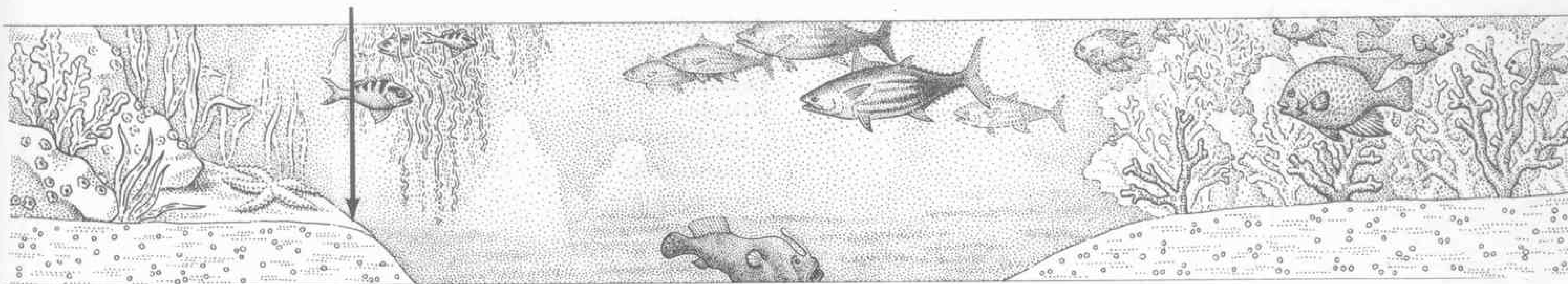
El alimento se desliza hacia la boca a través de la cara ventral de la probóscide, ciliada y recubierta de mucílago. La digestión se efectúa principalmente en la cavidad intestinal. Dos sacos anales extraen los residuos del fluido del celoma y los depositan en la cloaca, ampliación de la parte inferior del intestino. Los equiúridos carecen de esqueleto. Por medio de unas contracciones musculares, su cuerpo se dilata y se constriñe alternativamente en distintas regiones. Con estos movimientos los animales fuerzan la entrada del agua por sus madrigueras, agua que proporciona oxígeno y se lleva el dióxido de carbono residual de la respiración. En el celoma se encuentran unas células nucleadas sueltas que transportan oxígeno ligado a hemoglobina. La sangre es oxigenada en la probóscide, que tiene unas prolongaciones de tipo branquia.

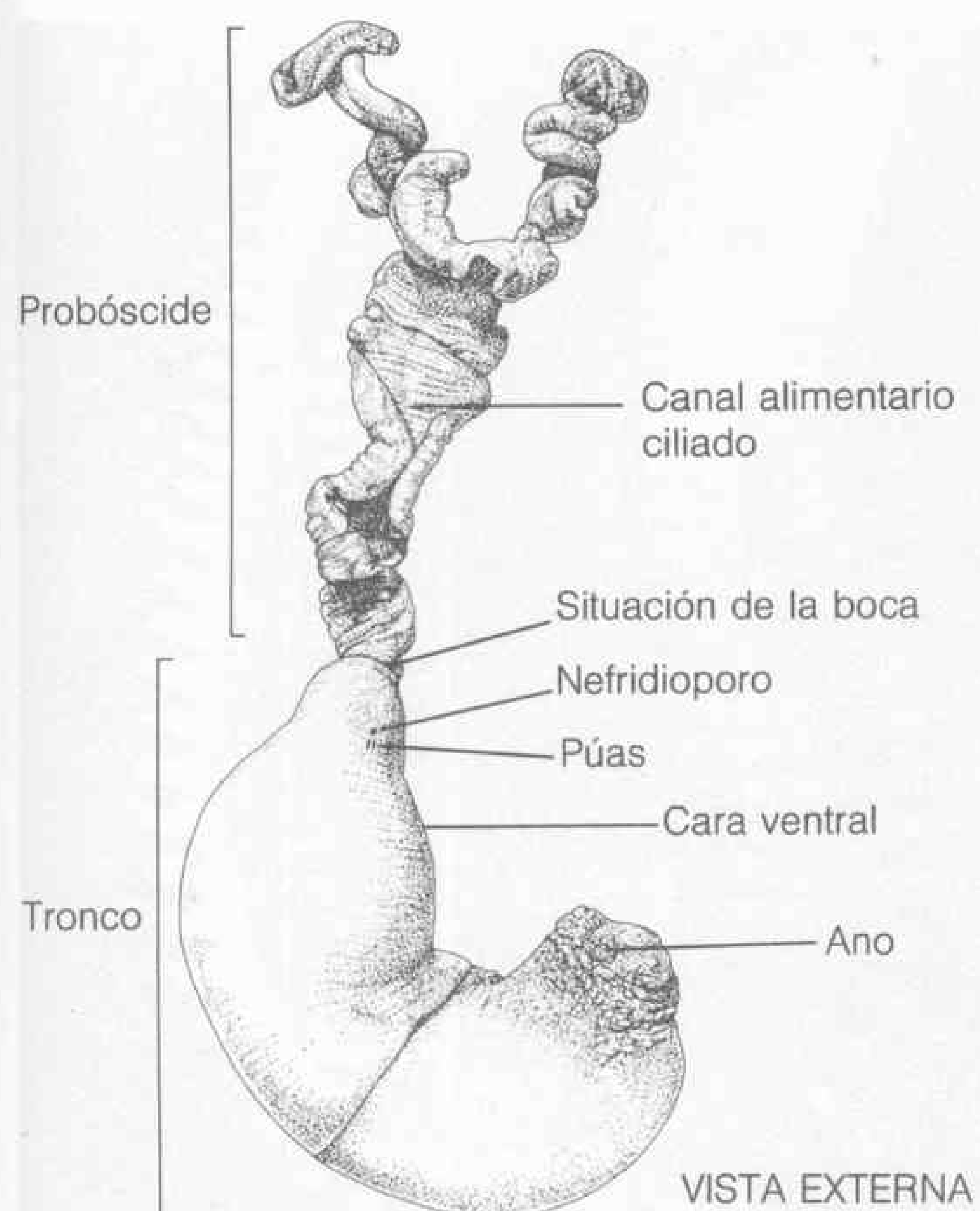


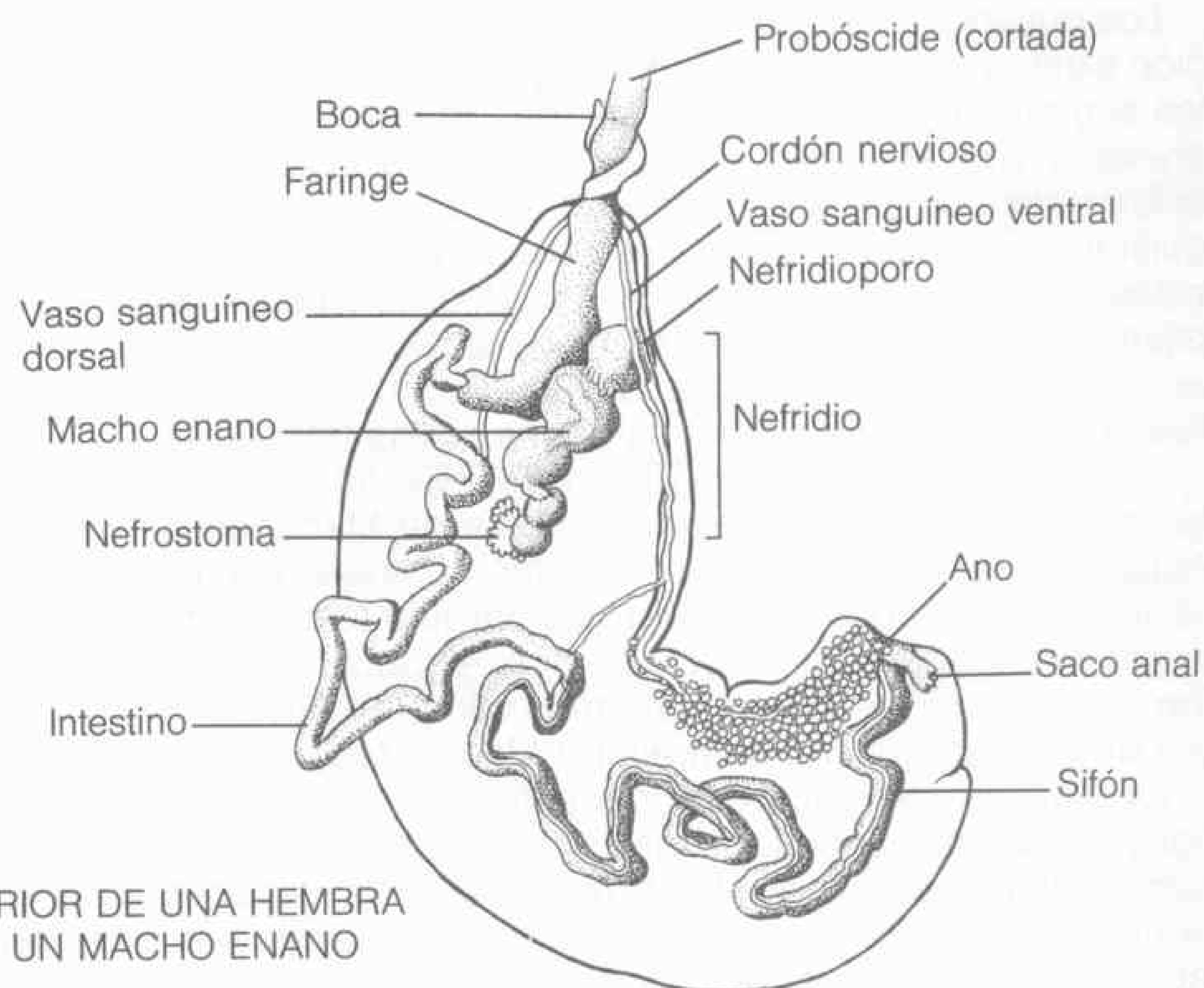


Hembra de *Metabonellia tasmanica*, encontrada en una zona arenosa al nivel de bajamar de la costa sureste de Australia. Barra de referencia = 5 cm. (Fotografía por cortesía de A. Dartnall, con autorización del Tasmanian Museum and Art Gallery; vista externa dibujada por I. Atema; vista interna dibujada por P. Brady; información de A. Dartnall).

Los equiúridos no tienen ni cerebro ni órganos de los sentidos, aunque alrededor de la probóscide tienen un grupo de nervios. La trompa puede desprenderse si el animal es molestado. Más tarde este órgano será regenerado.






Los equiúridos se reproducen sexualmente. A pesar de que su aspecto externo, en algunas especies, es muy parecido, los sexos están separados. Por otra parte, el género *Bonellia* posee el récord del mayor dimorfismo sexual animal: las hembras pueden superar un metro de longitud (con sus probóscides extendidas) pero los machos que pululan a su alrededor miden sólo 1 mm de longitud. Los gametos (óvulos y espermatozoides) se forman internamente y pasan del celoma al mar a través de unos tubos llamados nefridios. Estos nefridios no tienen función excretora. Tras la fertilización, que generalmente se produce en el mar, se forman unas larvas trocóforas del mismo tipo que las de los anélidos (Phylum A-23). Estas larvas se convierten gradualmente en adultos sedentarios. En el género *Bonellia,* no obstante, las larvas que maduran en el mar sin entrar en contacto con hembras adultas de la misma especie serán hembras, mientras que las larvas que sí encuentran hembras adultas son inducidas a desarrollarse como machos parásitos, que se introducen en los nefridios de las hembras. Los huevos de *Bonellia* son fertilizados y pasan sus primeras fases del desarrollo en estos nefridios.

Por su ininterrumpida capacidad de producir óvulos y espermatozoides de fácil desarrollo en el laboratorio, el equiúrido más famoso es, probablemente, *Urechis caupo,* quien tiene, así, una gran utilidad en estudios del desarrollo de los invertebrados. *U. caupo* filtra partículas de un tamaño muy pequeño (0,04 µm) provenientes del agua del mar que pasa a través de una red mucilaginosa en forma de dedal. Esta red, de entre 5 y 21 cm de largo, se halla recubierta por restos alimenticios engullidos y expulsados con una frecuencia de una vez cada dos minutos. *U. caupo* no tiene sistema circulatorio pero bombea agua del mar a través de su ano hacia el interior y hacia fuera de su parte intestinal posterior. La absorción de oxígeno no se interrumpe aunque el ano del animal se halle obturado, lo que indica que el intercambio gaseoso puede mantenerse por la pared corporal, dotada de hemoglobina.

Las huellas de los agujeros practicados por los equiúridos pueden ser detectados en rocas del Silúrico (hace unos 450 millones de años). El destacable parecido entre los escondrijos fósiles y los contemporáneos sugiere que el *phylum* estaba ya bien establecido por aquellos tiempos. Se puede afirmar que los equiúridos evolucionaron a partir de los anélidos poliquetos (Phylum A-23), por la existencia de varias características compartidas, como el tener unas cerdas de quitina, un sistema circulatorio cerrado (también se encuentra hemoglobina en su fluido celómico como transportador de oxígeno, un sistema digestivo abierto por los dos extremos, unos nefridios y un desarrollo por medio de larvas trocóforas. Ahora bien, algunas características, como la estructura del sistema nervioso de los equiúridos, su pared corporal y el desarrollo de sus huevos vía larva trocófora, permiten, además, relacionarlos con los sipuncúlidos (Phylum A-21).

# A-23 Anélidos

Del latín *anellus*, anillo pequeño.

*Aphrodite*
*Chaetopterus*
*Eunice*
*Hirudo*
*Lumbricus*
*Macrobdella*
*Megascolides*
*Myzostoma*
*Nephtys*
*Nereis*
*Tubifex*

Los gusanos anélidos se distinguen por tener una segmentación externa que coincide con una partición interna. Cada uno de los segmentos contiene órganos reproductivos y digestivos. Los anélidos son animales celomados: sus cavidades corporales están rodeadas por el mesodermo. Tienen púas compuestas por quitina, las cuales pueden ser usadas en la locomoción. Pero estas mismas púas pueden estar altamente diferenciadas, cumpliendo otras funciones, por ejemplo la de anclar a los gusanos en sus agujeros. Muchos anélidos se desarrollan a partir de unas larvas ciliadas de vida libre, llamadas larvas trocóforas.

Los anélidos viven en medios terrestres, en los océanos y en las aguas dulces (sólo están ausentes de Madagascar y de la Antártida). Pueden presentar distintas coloraciones: pueden ser rayados o moteados, de color rosa, pardo o rojo oscuro. Algunos tienen branquias o cirros coloreados. Algunos son iridiscentes o luminiscentes. Tienen unos tamaños comprendidos entre 0,5 mm y 3 m (el gran gusano australiano *Megascolides*).

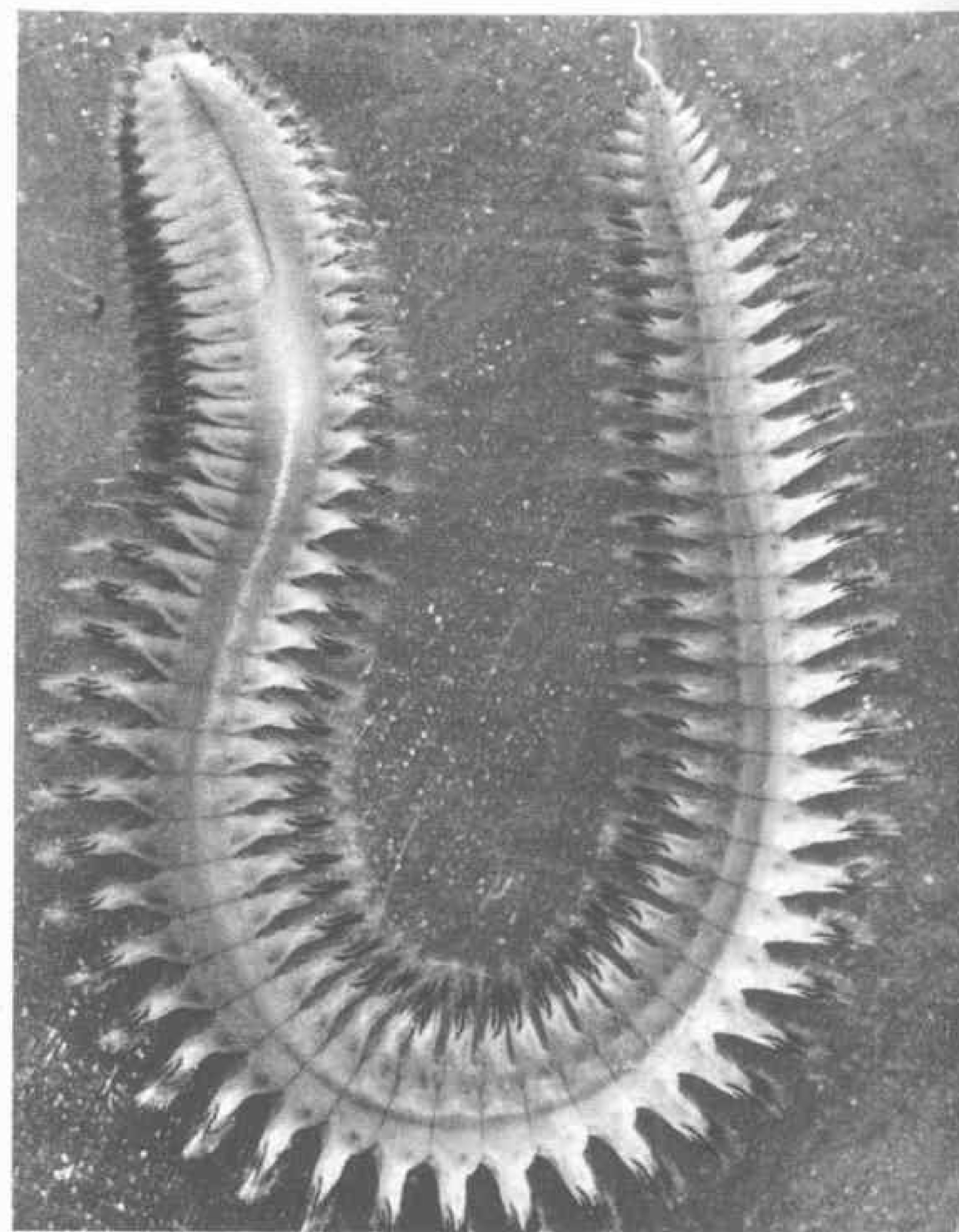
La mayoría son depredadores activos o carroñeros. Los anélidos nadadores capturan huevos o larvas de peces. Una costumbre típica de los anélidos marinos es la de enterrarse en unos tubos la arena o en el lodo y alimentarse por filtración. Algunos capturan plancton por medio de unas estructuras cubiertas por mucílago y cilios; otros saltan fuera de sus tubos para atrapar a sus presas. Algunos tienen faringes musculosas evaginables. Los hay que ramonean sobre las algas marinas.

Muchos anélidos excavan continuamente provocando un recambio del material edáfico y la aireación de fangos y arenas anaeróbicos. Los anélidos tienen un sistema muscular bien desarrollado. Tienen músculos longitudinales y circulares que contrarrestan las fuerzas generadas por el fluido celómico, que funciona como un esqueleto. El alimento es empujado de la boca hacia el ano por medio de unos movimientos peristálticos independientes de las contracciones musculares de la pared corporal.

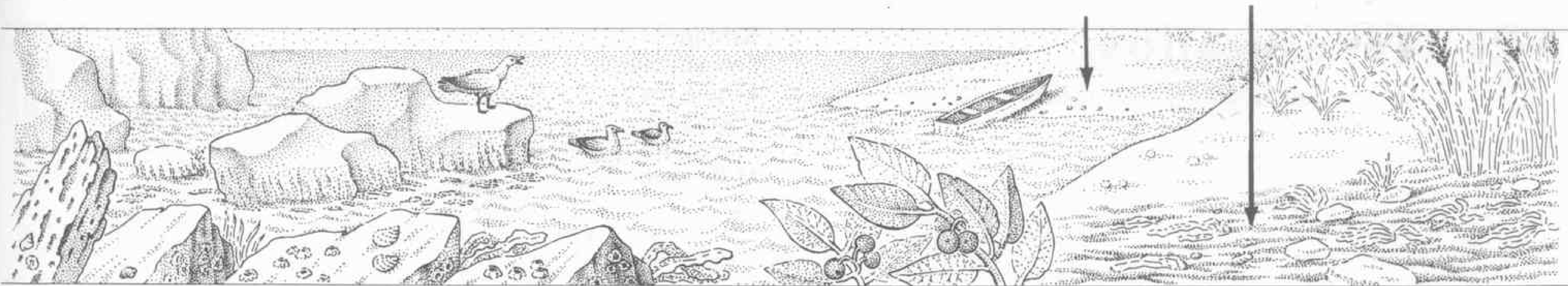
En su sistema circulatorio, el pigmento verde clorocruorina o el pigmento rojo hemoglobina transportan el oxígeno por los vasos sanguíneos y por el líquido celómico. Los vasos sanguíneos tienen válvulas que mueven el fluido por medio de contracciones. El intercambio gaseoso se efectúa mediante unas branquias y parápodos o a través de su humedecida pared corporal.

Su sistema excretor consiste en un par de embudos ciliados, llamados nefridios, que extraen las sustancias residuales de la sangre y del líquido celómico de cada segmento y lo expulsan al exterior a través de unos poros externos. Los anélidos tienen un sistema nervioso relativamente bien desarrollado que consta de un ganglio cerebral y un cordón nervioso ventral. La mayoría de ellos tienen ojos, que, en algunos casos, presentan lentes y retina. Además, muchos anélidos están recubiertos por células epidérmicas sensibles a la luz y tienen unos órganos de equilibrio, llamados estatocistos, cerca del cerebro.

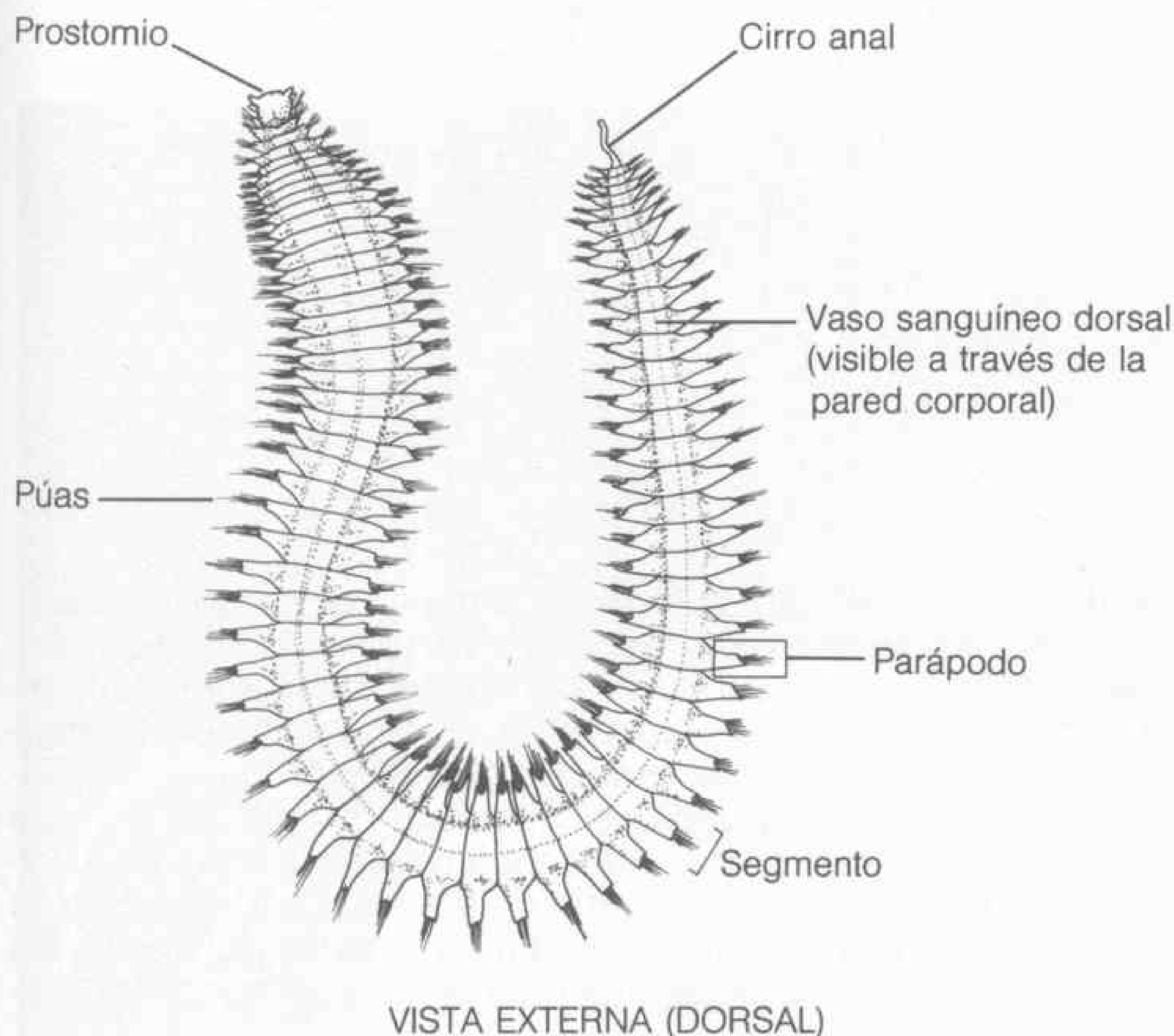
Hay cuatro clases de anélidos: la clase Poliquetos, compuesta principalmente por gusanos marinos con quetas; la clase Oligoquetos, de gusanos terrestres con quetas; la clase Hirudíneos de las sanguijuelas, y la clase Myzostomaria, compuesta por un grupo de parásitos de los equinodermos (Phylum A-29), especialmente de los crinoideos. Hay cerca de 5300 especies de poliquetos, 3100 de oligoquetos, 300 de hirudíneos y muchas menos de mizostómidos.



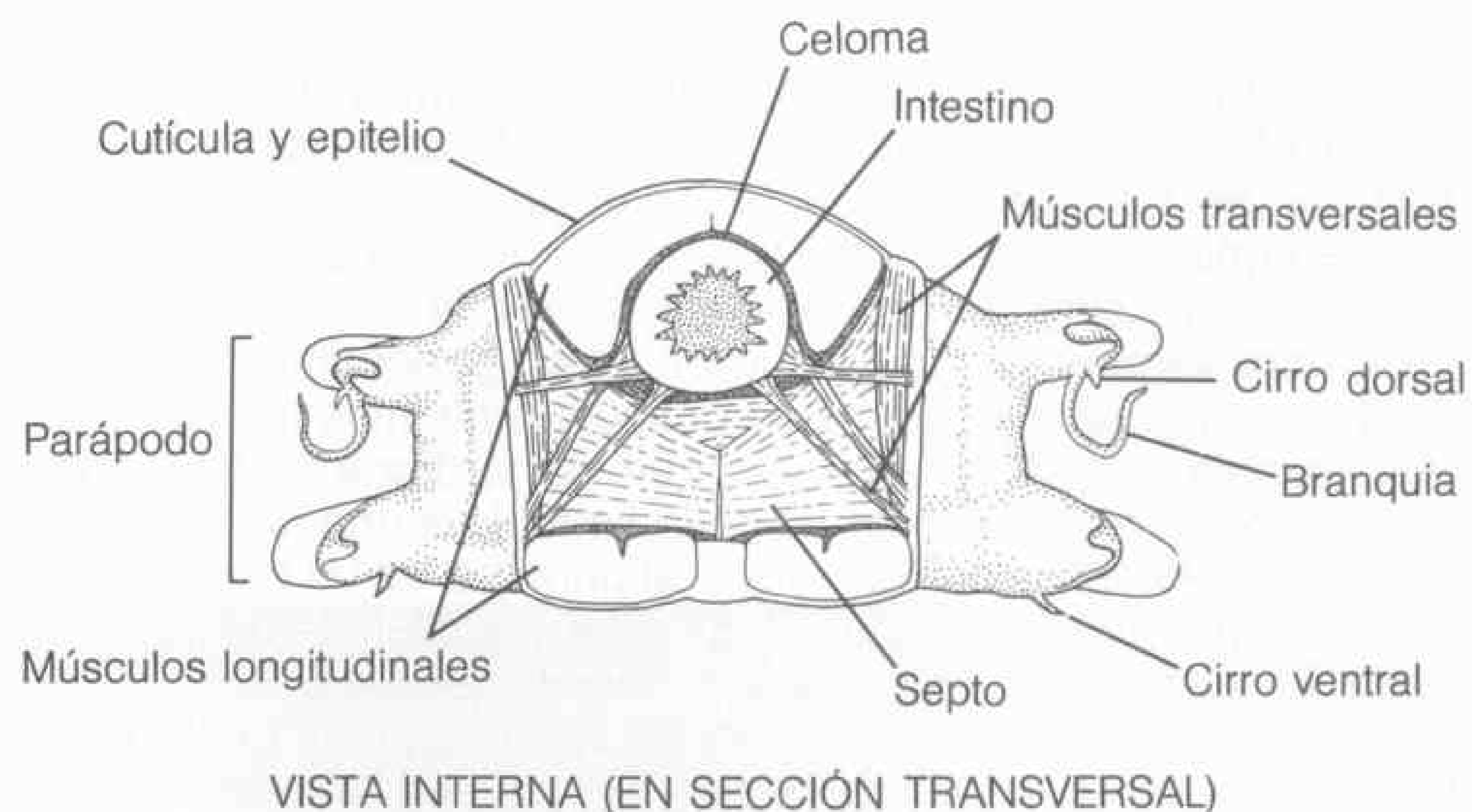
La mayoría de poliquetos tienen, en cada segmento del cuerpo, un par de protuberancias, llamadas parápodos. Cada parápodo tiene un conjunto de setas o púas. Los poliquetos marinos son animales comunes; entre ellos, el plumuloso ratón de mar; las lombrices marinas, que se entierran en la arena y en los fondos lodosos; los gusanos sabéllidos y serpúlidos, cuyos tubos forman incrustaciones en las conchas, rocas y algas; los gusanos empenachados, que construyen unos tubos en mosaico formado por trocitos de arena o de caparazones; y unas pocas especies pelágicas. También hay algunas especies edáficas y de agua dulce. Los oligoquetos incluyen las lombrices de tierra y unas pocas especies de pequeños gusanos dulceacuícolas y estuarinos. Los hirudíneos son gusanos con ventosas anteriores y posteriores. Algunos son depredadores de vida libre; otros, son parásitos de animales vertebrados o invertebrados. Exceptuando las sanguijuelas, los anélidos pueden regenerar partes de su cuerpo



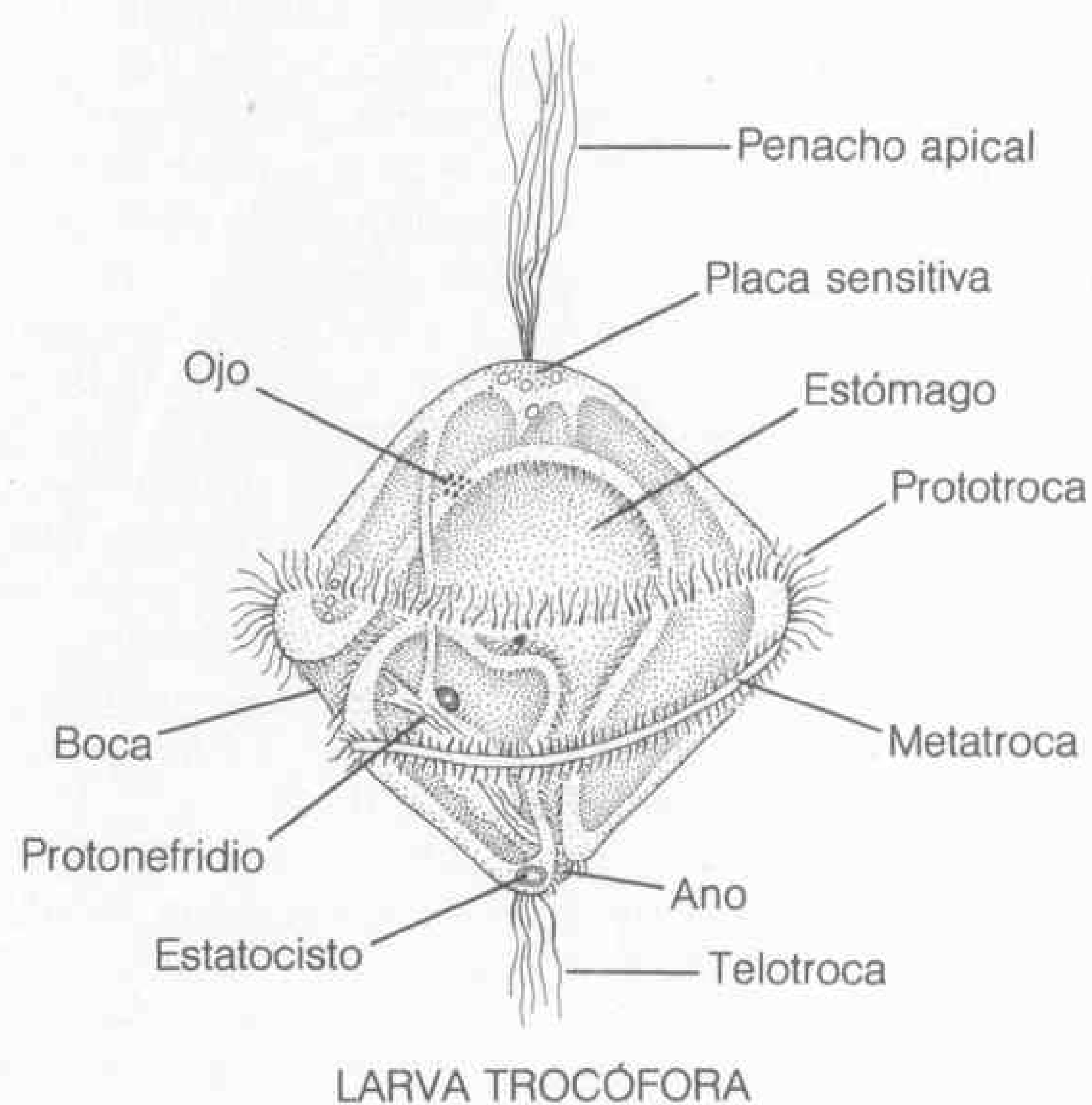
Poliqueto adulto de la especie *Nephtys incisa*, encontrado en un fondo lodoso a 30 m de profundidad frente a la costa de Gay Head, Vineyard Sound, Massachusetts. Mide 13 cm de longitud. (Fotografía por cortesía de G. Moore; vista externa dibujada por I. Atema; vista interna y larva trocófora dibujada por L. Meszoly; información de M. H. Pettibone.)




VISTA EXTERNA (DORSAL)




VISTA INTERNA (EN SECCIÓN TRANSVERSAL)




LARVA TROCÓFORA

que se hayan desprendido, y se pueden reproducir por gemación. También se reproducen por medio de procesos sexuales. En época de cría, los poliquetos se juntan por millones. Su producción hormonal está regulada por las fases de la Luna, las mareas o los cambios de temperatura. Normalmente, los sexos están separados y la fertilización es externa. Muchos poliquetos adultos incuban a sus crías; en algunas especies, el macho protege y airea los huevos. En muchas especies de poliquetos se producen nuevos individuos por gemación o algunos individuos se transforman en epitocos, formas especiales portadoras de gametos. Los epitocos de *Eunice viridis* son ingeridos como alimento en algunas partes del Pacífico Sur.

Las sanguijuelas y los oligoquetos son normalmente hermafroditas, pero cada individuo debe copular con otro compañero. Algunas sanguijuelas se adhieren a su pareja con sus ventosas e introducen a continuación los espermatóforos en el cuerpo del otro. Los huevos son incubados en una especie de capullo, una adaptación a la vida terrestre, y de ellos surgen unas crías de morfología similar a los adultos.

Los anélidos del pasado, de cuerpo blando, dejaron pocos fósiles. Fueron, posiblemente, antepasados de los moluscos, sipuncúlidos y equiúridos (Phyla A-19, A-21 y A-22). En todos estos *phyla*, los huevos se convierten en larvas trocóforas. Probablemente, los anélidos no están directamente relacionados con los otros gusanos. Se diferencian de los nemertinos, acantocéfalos, nematodos y nematomorfos (Phyla A-7, A-12, A-14 y A-15) porque tienen su cuerpo segmentado, son celomados, y poseen un sistema nervioso ventral característico y ojos compuestos.

# A-24 Tardígrados

Del latín *tardus*, lento; *gradus*, paso.

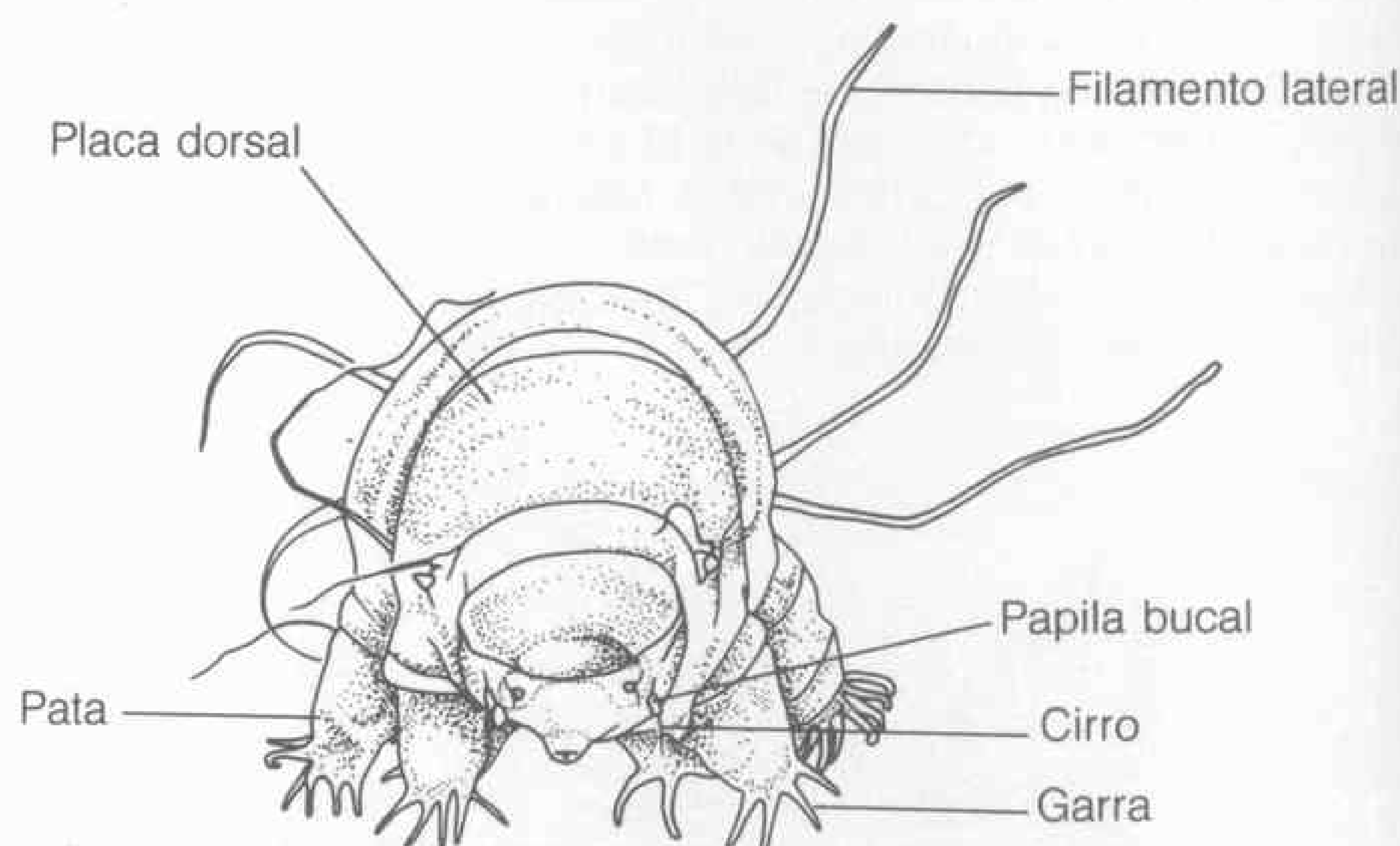
*Batillipes*
*Echiniscoides*
*Echiniscus*
*Hypsibius*
*Macrobiotus*
*Milnesium*

En el siglo pasado, el naturalista inglés Thomas Huxley llamó a los tardígrados osos acuáticos, por su lento caminar, y con este nombre se los conoce aún hoy. Los tardígrados se mueven pausadamente sobre cuatro pares de rollizas patas, cada una con cuatro ganchos móviles. Todos carecen de cilios. La cabeza y los cuatro segmentos de su cuerpo están generalmente cubiertos por una gruesa y conspicua cutícula proteínica no quitinosa, que cambia periódicamente. Aunque los tardígrados son metazoos celomados, el celoma se halla limitado a una capa alrededor de la gónada. La cavidad visceral principal es un pseudoceloma. Los órganos puntiagudos llamados estiletes rodean a la boca. En cada muda se segregan nuevos estiletes.

El tamaño de los tardígrados va de unos 50 µm a 1,2 mm. Los tardígrados carecen de órganos respiratorios y circulatorios; los gases y elementos nutritivos se difunden por sus líquidos viscerales. El oxígeno y el dióxido de carbono son directamente intercambiados a través de su pared corporal. Los tardígrados no tienen músculos circulares, pero poseen unos delgados músculos lisos longitudinales adheridos a la cara inferior de su cutícula. Ingieren alimento líquido. Algunos perforan células vegetales con sus estiletes, sorbiendo los líquidos por medio de su faringe musculosa. Otros prefieren tomar los fluidos corporales de los rotíferos, nematodos o, incluso, de otras especies de tardígrados. Tienen un largo estómago que se abre a un recto de poca longitud. Unas glándulas dorsales, supuestamente excretoras, también se abren al recto. Asimismo, en las cutículas abandonadas después de una muda siempre quedan unos gránulos excretores. Su sistema nervioso es bastante simple: tienen un cerebro dorsal que rodea a la faringe y cuatro ganglios ventrales conectados por pares de nervios longitudinales. La mayoría de tardígrados tienen un par de manchas oculares.

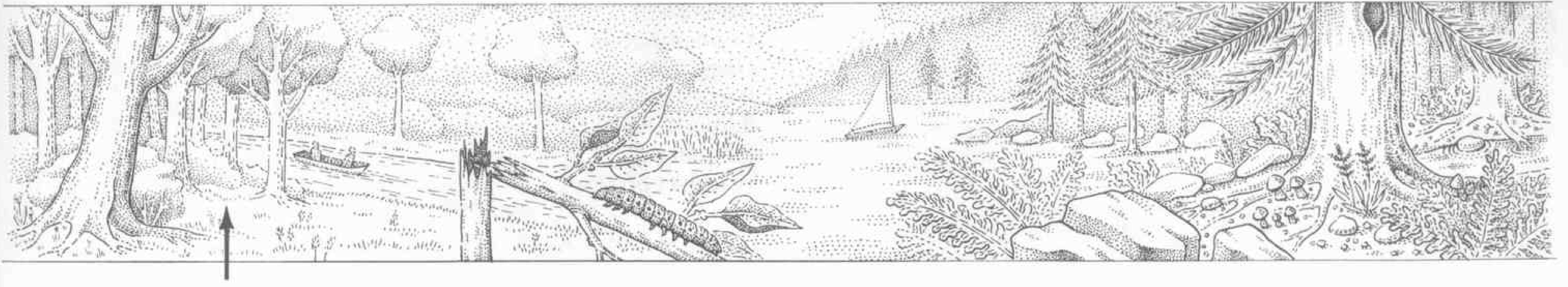
Los tardígrados tienen una destacable capacidad de resistencia. Pueden sobrevivir a la desecación y soportan temperaturas tan elevadas como 151 °C y tan bajas como −270 °C, rayando en el acero absoluto. Se conocen especies del Ártico, de los trópicos e, incluso, de manantiales termales. Los tardígrados pueden convertirse en unas formas desecadas inmóviles en forma de tonel. En este estado pueden sobrevivir durante un centenar de años. También, en respuesta a malos tratos o a una escasa nutrición, pueden formar unos quistes de pared gruesa, que no deben ser confundidos con los toneles. En el interior del quiste, el animal se contrae y sus órganos internos se desecan y degeneran. Los quistes (pero no los toneles) pueden formarse en ambientes acuáticos. En el futuro, los astronautas deberían utilizar en los viajes espaciales el principio (todavía desconocido) que confiere a los tardígrados su gran resistencia a los rayos X. Mientras que para el hombre la dosis letal de rayos X es aproximadamente de unos 500 roentgens, para los tardígrados es de 570 000.

Los tardígrados tienen un único ovario o testículo, en posición dorsal respecto al intestino. Aunque los sexos están separados, los machos y las hembras se distinguen con dificultad. La mayoría de los tardígrados son hembras. Algunas pocas especies, como *Echiniscus*, se reproducen partenogenéticamente: las hembras ponen huevos que producen nuevas hembras sin la intervención del macho. En las especies que se reproducen sexualmente, la fertilización puede ser interna o externa. En algunos tardígrados de agua dulce, el macho inyecta los espermatozoides en el poro genital o en el ano de la hembra. El esperma se aloja en el espacio existente entre la nueva y la vieja cutícula y los huevos fertilizados se desprenden juntamente con la vieja cutícula.




Los huevos de los tardígrados pueden tener unas coberturas delgadas o gruesas. Los huevos de pared dura se producen cuando las condiciones son desfavorables al crecimiento de los animales. Los huevos fertilizados son frecuentemente pegajosos; se pueden encontrar pegados a los musgos, algas, corteza de árboles y otros objetos. Los huevos dan directamente individuos adultos, sin mediar estadios larvales. Bajo condiciones favorables, después de unas dos semanas de desarrollo, el joven oso acuático surge del caparazón del huevo, que rasga con sus estiletes. Después de salir del huevo, los tardígrados crecen por engrosamiento de las células preexistentes, en lugar de incrementar su número por divisiones mitóticas.

Los tardígrados han dejado pocos fósiles. Se les considera emparentados con los artrópodos (Phylum A-27), particularmente con los ácaros, por la existencia de estiletes, de cuatro pares de patas y del cuerpo segmentado. Al igual que los artrópodos, evolucionaron probablemente a partir de los anélidos (Phylum A-23).



*Echiniscus blumi,* un tardígrado acuático que vive en tierra, encontrado en Auburn, Placer County, Carlifornia. Sus garras móviles le permiten anclarse sobre musgos y líquenes. MEB, barra de referencia = 0,5 mm. (Fotografía por cortesía de R. O. Schuster; dibujo de I. Atema; información de R. O. Schuster.)



# A-25 Pentastómidos

Del griego *pente*, cinco; *stoma*, boca.

*Armillifera*
*Cephalobaena*
*Linguatula*
*Porocephalus*
*Raillietiella*
*Reighardia*
*Waddycephalus*

Los miembros del *phylum* de los pentastómidos tienen una forma que recuerda a una lengua. Su cuerpo es blando y se halla cubierto por una cutícula quitinosa. Externamente, su cuerpo parece estar formado por cerca de 90 anillos, aunque no está segmentado internamente. Todas las especies conocidas, unas 70, son parásitas de vertebrados. Viven incrustadas en los pulmones, fosas nasales o senos nasales de algunos mamíferos: perros, zorros, lobos, cabras y caballos; así como en reptiles, como serpientes, cocodrilos, lagartos, tortugas; e incluso en pájaros. Son especialmente frecuentes en huéspedes de las zonas tropicales y subtropicales. Se mantienen fijos en su huésped gracias a dos pares anteriores de ganchos con unos apéndices parecidos a huecas zarpas retráctiles.

En los trópicos, estadios larvales de los pentastómidos han sido ocasionalmente detectados en huéspedes humanos, que los han adquirido de otros vertebrados, generalmente, de animales domésticos. No obstante, su crecimiento se ve pronto interrumpido, puesto que las fosas nasales humanas responden formando cápsulas calcáreas alrededor de los parásitos.

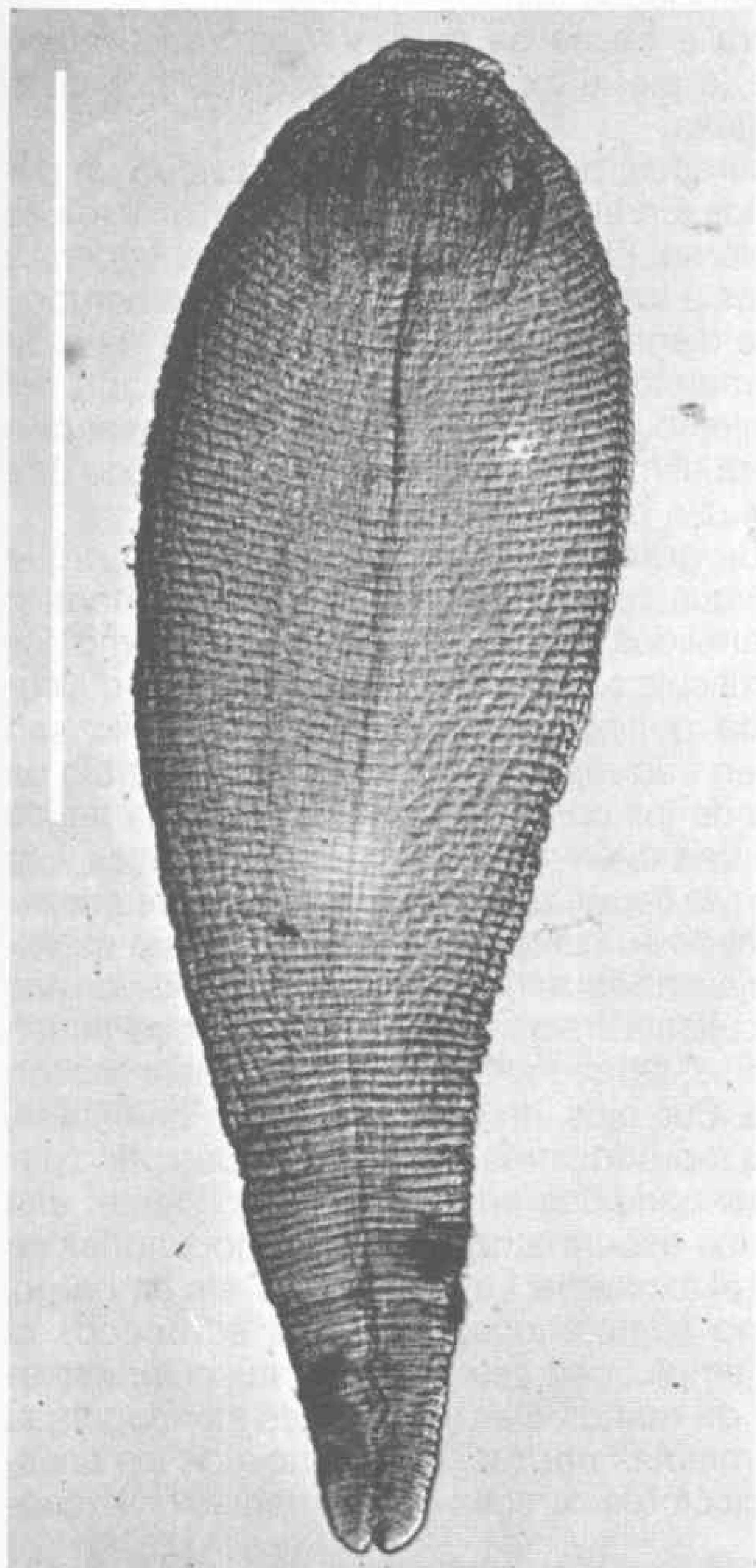
Los tamaños de los pentastómidos van desde unos pocos milímetros a más de 15 cm, según la especie. Son incoloros, transparentes y vidriosos, excepto en un área pigmentada alrededor de sus ganchos. La boca se encuentra en medio de los dos pares de zarpas. La boca succiona mucílago, células epiteliales y linfa del animal huésped, material que desemboca en un esófago que se puede dilatar, y luego pasa a un tracto digestivo de forma rectilínea. No hay órganos excretores, ni circulatorios, ni respiratorios. La pérdida de estos órganos es una adaptación frecuente al modo de vida parásito. El sistema nervioso de los pentastómidos está compuesto por unas papilas sensitivas superficiales y un cordón nervioso ventral con pares de ganglios.

En los pentastómidos, los sexos están separados, siendo el macho de menor tamaño que la hembra. En la especie aquí ilustrada, *Linguatula serrata*, el macho mide 2 cm y la hembra, 13 cm de longitud. Las hembras tienen un poro genital cerca del ano, mientras que el poro genital del macho se sitúa cerca de la boca. Los huevos son muy pequeños; tienen gruesas cubiertas protectoras y carecen de vitelo nutritivo. La fertilización es interna. La vagina del pentastómido hembra puede albergar cerca de 500 000 huevos fertilizados. A medida que se va llenando de huevos, la vagina se va dilatando hasta alcanzar un tamaño cien veces mayor que el inicial. Los huevos fertilizados salen al exterior con las secreciones nasales del animal hospedador, prendiéndose en la vegetación. Para poderse desarrollar, los huevos han de ser ingeridos por mamíferos herbívoros.

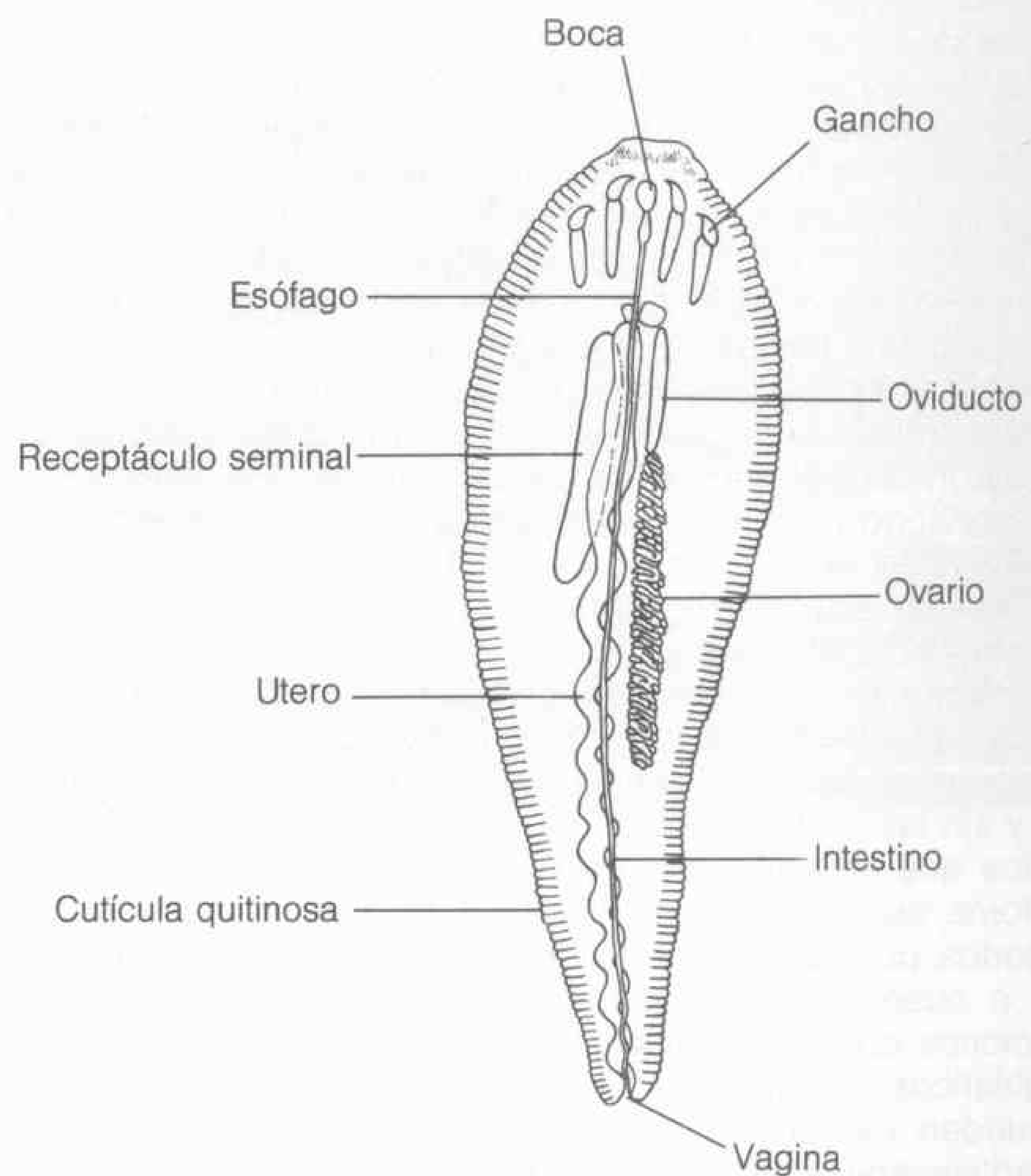
Los pentastómidos pasan por tres fases larvales, la primera de las cuales se desarrolla en el interior de los huevos y dentro de un huésped herbívoro intermediario. El conejo es el principal huésped intermediario para *Linguatula*, mientras que los peces son los huéspedes intermediarios para los pentastómidos de los cocodrilos. En el segundo estadio larval, los pentastómidos se asemejan a los tardígrados (Phylum A-24). Estas larvas surgen de los huevos en el estómago de los herbívoros, y nadan y perforan con sus bocas los tejidos de los pulmones o del hígado, o las envolturas de estos órganos. En los tejidos del hospedador intermediario, las larvas pasan a un tercer estadio: se encapsulan formando quistes. Es posible que las paredes de estos quistes sean digeridas cuando el huésped herbívoro es comido por un carnívoro y que entonces los pentastómidos, con la ayuda de sus ganchos, se desplacen desde el estómago del carnívoro hacia sus conductos nasales o sus pulmones. Sin embargo, se ha visto que los pentastómidos abandonan el quiste cuando éste se encuentra aún en la boca del carnívoro. En cualquier caso, los adultos se incrustan en los senos nasales o en el tejido pulmonar del hospedador, copulan y comienza así un nuevo ciclo vital.

La relación de los pentastómidos con los otros animales es difícil de deducir, debido a que estos gusanos están muy modificados por su parasitismo. Algunos científicos creen que los pentastómidos descienden de los artrópodos primitivos (Phylum A-27) debido a que los miembros de estos dos *phyla* sufren un largo desarrollo larvario y a que mudan sus cubiertas quitinosas en algunas fases de su ciclo vital.










Ejemplar vivo de un pentastómido hembra de la especie *Linguatula serrata*, que se adhiere a los tejidos de la nariz y de los senos frontales de los perros. Barra de referencia = 5 cm. (Fotografía por cortesía de J. T. Self; dibujo de R. Golder; información de J. T. Self.)

# A-26 Onicóforos

Del griego *onyx*, zarpa; *pherein*, llevar.

***Mesoperipatus***
***Opisthopatus***
***Peripatopsis***
***Peripatus***
***Symperipatus***

El nombre de los onicóforos deriva de las numerosas garras que ornan sus patas. Son de pequeño tamaño (sus longitudes van de 14 mm a 150 mm) y pueden ser confundidos con algunos artrópodos (Phylum A-27) o con gusanos anélidos (Phylum A-23). Sus cuerpos son de color blanquecino, anaranjado, azul oscuro o verde brillante. Tienen numerosos pares de patas huecas e inarticuladas, cuya rigidez se mantiene por presión hidrostática. Su pared corporal tiene músculos longitudinales y diagonales, como los de los anélidos. Estos músculos han de vencer la fuerza hidrostática del esqueleto para desplazar al animal.

Los onicóforos requieren una elevada humedad ambiental. Generalmente viven en la hojarasca del suelo, bajo troncos y rocas y en los túneles de las termitas, en los que se introducen durante alguna tormenta o por la noche. Se han descrito cerca de 10 géneros y 80 especies, procedentes de lugares como la India tropical, el Himalaya, Madagascar, el Congo, América del Sur y Central hasta México, las Indias Orientales, la zona templada de Australia, África del Sur, los Andes y Nueva Zelanda. Esta distribución corresponde a los restos actuales del antiguo continente de Gondwana, que se separó en otros continentes hace unos 200 millones de años. De hecho, el registro fósil de los onicóforos ha sido utilizado para reconstruir el modelo histórico de la deriva de los continentes.

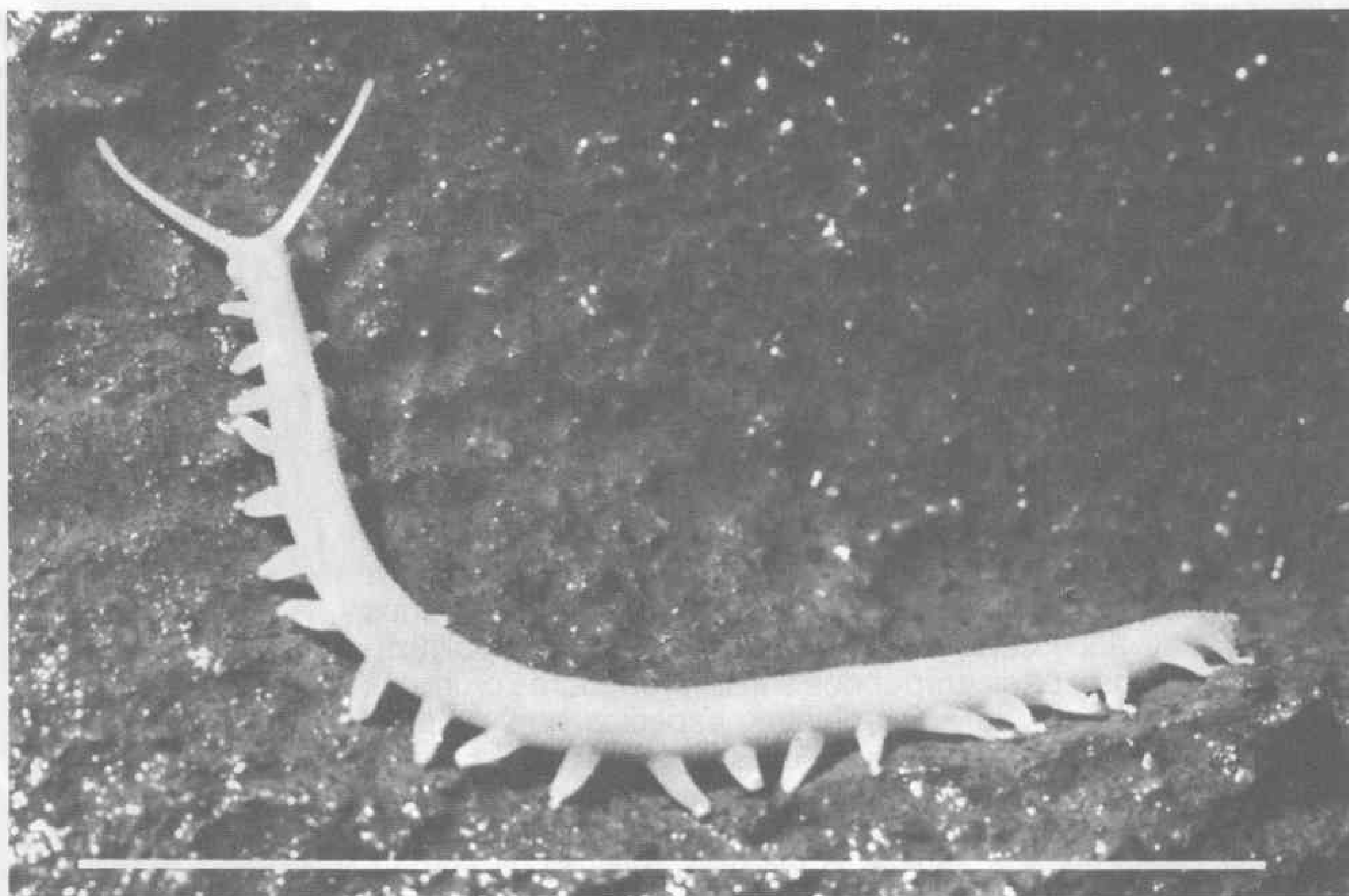
El sistema nervioso de los onicóforos se sitúa en la zona ventral de su cuerpo y consta de dos ojos simples, un cerebro y unos cordones nerviosos longitudinales con conexiones transversales y sin las protuberancias del tejido nervioso conocidas por ganglios que se encuentran en los artrópodos y anélidos. Los onicóforos son carnívoros; atacan y se comen a moluscos y artrópodos, por ejemplo isópodos y termitas. Cuando son molestados o cuando están cazando, los onicóforos expelen unas secreciones que se solidifican formando unos filamentos blancos, elásticos y pegajosos. Es mediante dichas secreciones como pueden capturar a sus presas. Su sangre circula por la cavidad visceral, el hemocele, gracias al bombeo de su corazón, un órgano musculoso cilíndrico situado en la zona dorsal. Su celoma es vestigial, y se halla restringido a los gonoductos y a unos diminutos sacos asociados con los nefridios (tubos excretores). El oxígeno penetra a través de su piel y es transportado desde la superficie de la piel a los órganos internos por unos canales llamados tráqueas.

Los sexos están separados, poseyendo cada individuo un par de ovarios o de testículos. En algunas especies la fertilización es externa; en otras, es interna. El macho de *Peripatopsis capensis* deposita espermatóforos a los lados o en el dorso de la hembra. La piel de la hembra se disgrega justo por debajo de la zona de contacto con el espermatóforo, permitiendo la penetración del esperma y su deslizamiento hacia los ovarios. Muchas especies son vivíparas: la hembra alimenta a sus crías por medio de una placenta y luego da a luz a pequeños ya formados.

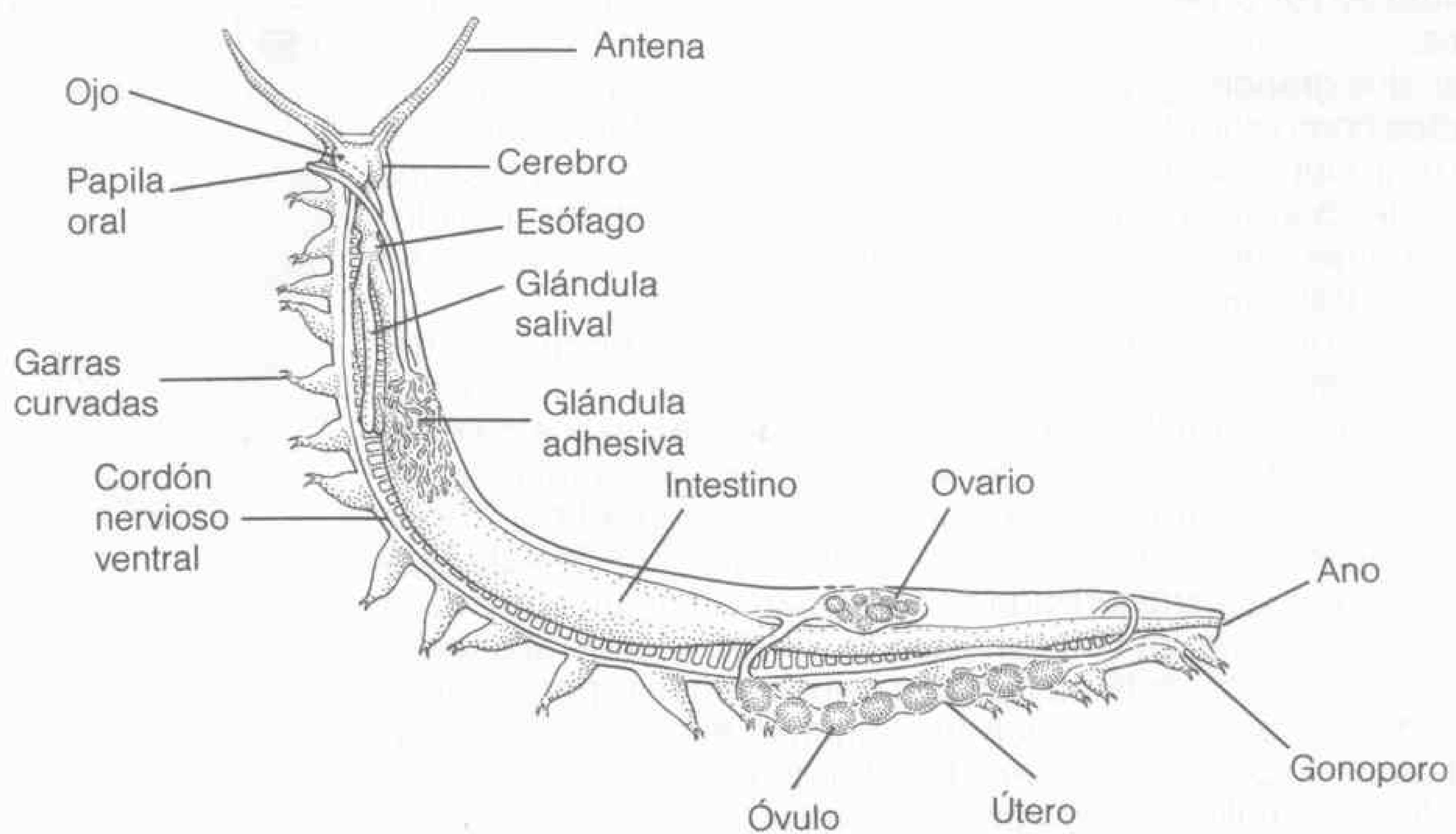
Los onicóforos son de gran interés para los zoólogos porque podrían ser el eslabón que conectaría a dos *phyla* importantes: los artrópodos y los anélidos. Tanto los artrópodos como los onicóforos tienen una cutícula segregada por la epidermis, cutícula que se compone de quitina. Sus fases de desarrollo son similares y ambos tienen tráqueas, tubos para el intercambio de gases. Las mandíbulas de los onicóforos, al igual que las de los artrópodos, derivan de una diferenciación de los apéndices. Los miembros de ambos *phyla* tienen corazones tubulares desplazados hacia la zona dorsal de su cuerpo. Por otro lado, los onicóforos también se asemejan a los anélidos. Los miembros de los dos *phyla* mudan su cutícula fraccionadamente. Ambos tienen pares de tubos excretores, llamados nefridios, que desembocan a la base de cada pata. Sus ojos, en caso de que se presenten, son simples, y los tubos reproductores son ciliados. Sus principales órganos internos, suspendidos en el mesenterio, tienen una similar disposición. En los espermatozoides, las mitocondrias se sitúan entre el núcleo y el axonema. Los onicóforos, sin embargo, tienen características no compartidas ni con los artrópodos ni con los anélidos; por ejemplo, carecen de tejido muscular estriado, tienen un único par de mandíbulas y su piel es aterciopelada y está tachonada de diminutas papilas. A diferencia de los anélidos y artrópodos, los onicóforos carecen de segmentación excepto en sus antenas.







*Peripatus* sp., un onicóforo ciego encontrado en una cueva de Jamaica. Carece de ojos, quienes, en las especies que no viven en cuevas, se halla en la base de las antenas. Barra de referencia = 5 cm. (Fotografía por cortesía de R. Norton, dibujo de R. Meszoly, información de R. H. Arnett.)



# A-27 Artrópodos

Del griego *arthton,* articulación; *pous,* pie.

*Anopheles*
*Apis*
*Blatta*
*Bombyx*
*Calanus*
*Chironomus*
*Daphnia*
*Drosophila*
*Euphasia*
*Kalotermes*
*Limenitis*
*Limulus*
*Locusta*
*Melanoplus*
*Musca*
*Pediculus*
*Periplaneta*
*Pterotermes*
*Reticulitermes*
*Scorpio*
*Tenebrio*

Los miembros de este *phylum* se distinguen por tener segmentados sus cuerpos y apéndices. En los cuerpos de la mayoría de artrópodos se diferencian dos o tres partes distintivas: la cabeza, el tórax y el abdomen. Tienen un esqueleto externo endurecido (el exosqueleto) compuesto por quitina, un polisacárido nitrogenado. El animal se desprende de su exosqueleto, y a medida que va creciendo y superando la capacidad del viejo exoesqueleto, va generando uno nuevo.

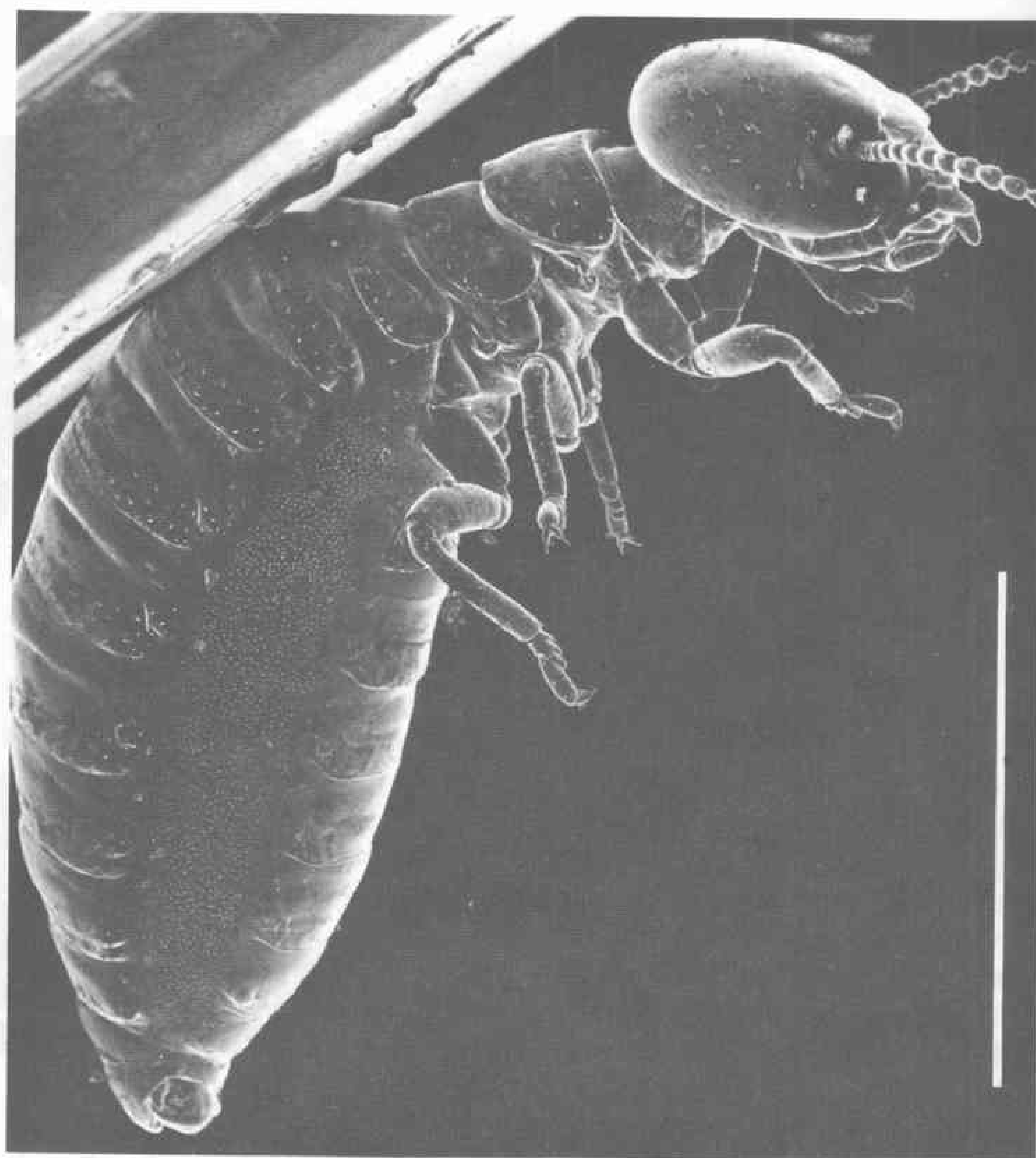
Muchos de los artrópodos sufren metamorfosis: el huevo da lugar a una forma larval que difiere considerablemente de la forma de los adultos sexualmente maduros. Aunque el tamaño de los artrópodos va de 0,1 mm a 20 cm, la mayoría de los adultos miden cerca de 1 mm.

En cuanto al número de especies, este *phylum* sobrepasa ampliamente a todos los demás del reino animal. Se han descrito unas 500 000 especies de insectos, y algunos zoólogos creen que si los grupos tropicales fueran mejor conocidos, habrían unos 10 millones de especies vivas de insectos.

La importancia económica de los artrópodos no puede ser subestimada. La mayor parte de los árboles frutales y muchos vegetales cultivados dependen de los insectos para la polinización. Los insectos y otros artrópodos son depredadores cruciales de especies dañinas para las plantas, especies que se pueden convertir en plagas. Muchos de ellos, por otra parte, pueden causar enfermedades en plantas, transmitiéndoles hongos o bacterias perjudiciales. Otros son los transmisores de patógenos humanos, como los que causan la tripanosomiasis y la malaria (Phyla Pr-8 y Pr-19). Los artrópodos son una fuente alimenticia fundamental para muchos animales, así como para algunas plantas carnívoras. Los alimentos marinos que no son moluscos (Phylum A-19) o peces (Phylum A-32) son generalmente artrópodos.

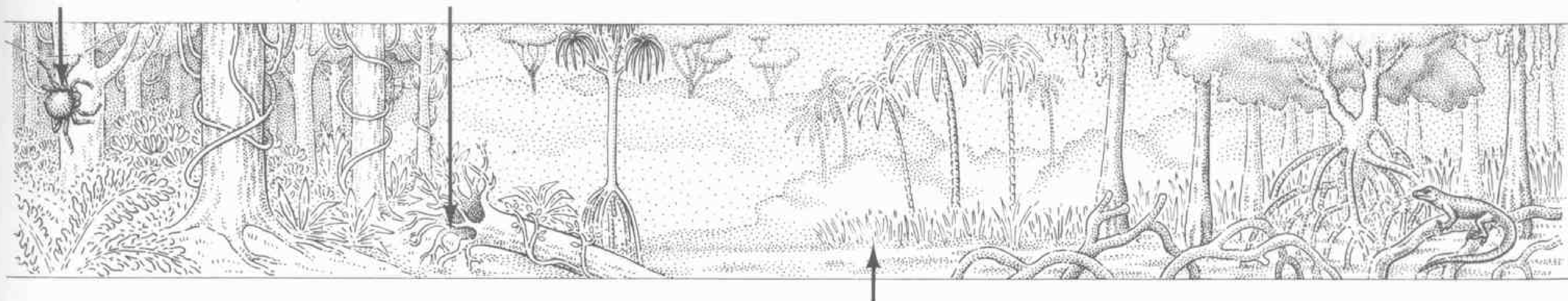
Hay dos grandes grupos de artrópodos, que pueden ser considerados como *subphyla* o superclases: el grupo Mandibulados y el grupo Quelicerados. En los quelicerados, las primeras dos partes del cuerpo se hallan combinadas para formar un cefalotórax, mientras que en los artrópodos mandibulados, el cuerpo se divide en tres partes distintivas.

El grupo de los artrópodos mandibulados comprende los crustáceos acuáticos con branquias (clase Crustáceos), cuyos miembros principales son las pulgas de agua (cladóceros), los concostráceos, los ostrácodos, los anostráceos, los notostráceos, los copépodos y los cirrípedos (que incluyen a los percebes). Todos estos grupos de crustáceos son órdenes dentro de la subclase Entomostráceos, caracterizada por la presencia de un caparazón bilaminar (o *straca*). La otra subclase de los crustáceos, la subclase Malacostráceos, está compuesta principalmente por organismos marinos, aunque también hay algunas especies que viven en el agua dulce o en el suelo. En el orden Decápodos, todo el cefalotórax se halla cubierto por una coraza. Ejemplos de animales de este orden son las langostas, los langostinos, los cangre-






**A** *Pterotermes occidentalis,* la termita de la madera más grande y primitiva de Norteamérica. Sus colonias se hallan restringidas a áreas del desierto de Sonora (sur de Arizona), y del sureste de California y de Sonora, México. El abultado abdomen de esta obrera envuelve a su gran intestino, que alberga a millones de microorganismos responsables de la digestión de la madera. MEB, barra de referencia = 0,5 mm. (Fotografía por cortesía de C. Spada; dibujos de L. Meszoly; información de W. Nutting.)



Pronotum
Cranium
Ojo compuesto
Ocelo
Clípeo
Maxila
Labro
Antena
Dientes mandibulares
Mandíbula

VISTA LATERAL

VISTA DORSAL

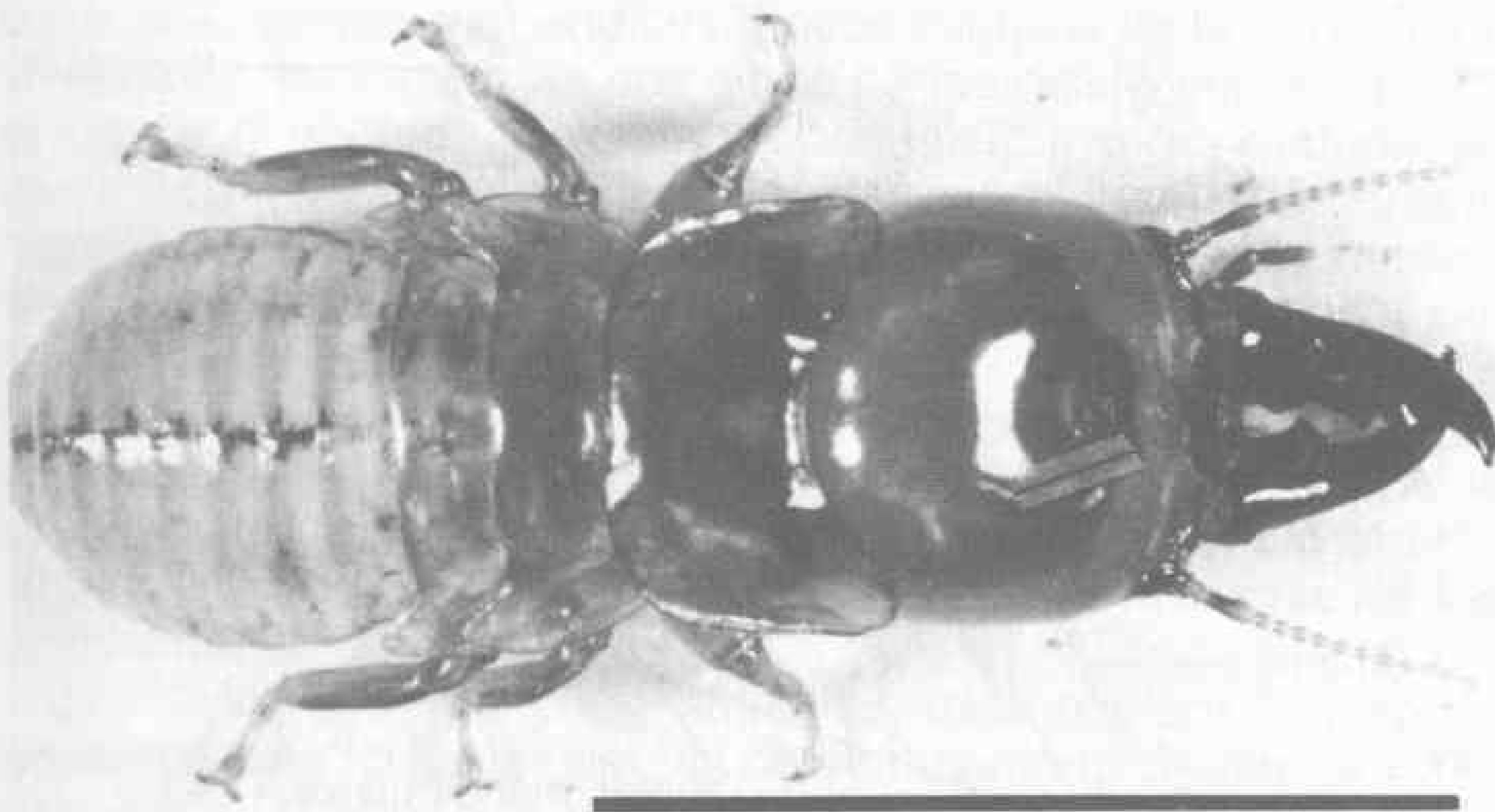
CABEZA DE UN SOLDADO

Clípeo
Ocelo (ojo simple)
Labro
Ojo compuesto
Mandíbula
Pronotum
Mesonotum
Pleuritos torácicos
Escama del ala anterior
Metanotum
Escama del ala posterior
Región pleural
Terguito
Esternito
Placa subgenital
Paraprocto
Ano
Paraprocto

MACHO (REY)

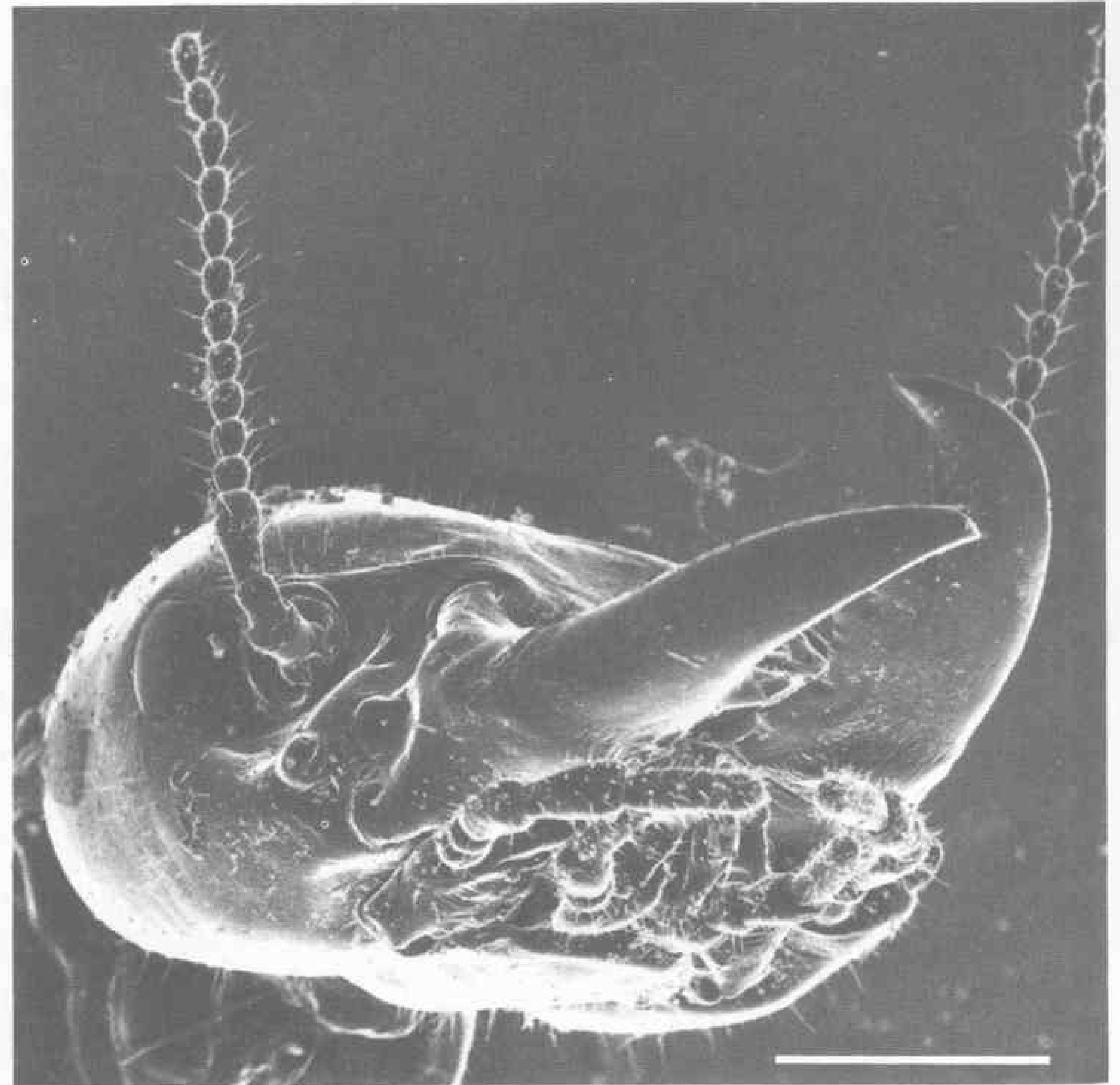
HEMBRA (REINA)

FORMAS ADULTAS REPRODUCTIVAS





**B** Soldado de *Pterotermes occidentalis,* del sur de Tucson, Arizona. Barra de referencia = 0,5 mm. (Cortesía de W. Ormerod.)





**C** Cabeza de un soldado de *Pterotermes occidentalis.* Sus enormes mandíbulas sirven para defender a la colonia frente a las hormigas. MEB, barra de referencia = 0,5 mm.

jos de mar y los cangrejos de río. Hay otros dos órdenes en la subclase Malacostráceos: los anfípodos y los isópodos, que carecen de caparazón y tienen sus cuerpos aplanados. La mayoría de ellos son marinos, aunque hay algunas especies terrestres, como las cochinillas, que viven en suelos húmedos bajo los troncos caídos y las rocas.

Hay otras cinco clases en el *subphylum* Mandibulados: clase Diplópodos (milpiés), clase Quilópodos (ciempiés), clase Paurópodos (animales de tipo ciempiés con antenas ramificadas y 9 o 10 pares de patas), clase Sínfilos (también parecidos a los ciempiés pero con 10 a 12 pares de patas y clase Insectos, que, por un amplísimo margen, es la mayor clase de los artrópodos mandibulados.

Los insectos tienen tres pares de patas, tres secciones corporales, generalmente uno o dos pares de alas y un par de antenas. Hay unos 25 órdenes de insectos y más de 600 familias. Quizá sea suficiente, de momento, la mención de los órdenes principales; entre ellos el orden Isópteros (termitas), el orden Colémbolos (saltarines o colémbolos), el orden Efemerópteros (efímeras), el orden Odonatos (libélulas), el orden Ortópteros (saltamontes, grillos y langostas), orden Hemípteros (chinches del suelo), el orden Homópteros (cigarras, pulgones), el orden Lepidópteros (mariposas diurnas y nocturnas), el orden Dípteros (moscas), el orden Sifonápteros (pulgas), el orden Himenópteros (hormigas, abejas, avispas, calcídidos) y el orden Coleópteros (escarabajos), orden que contiene más de 290 000 especies descritas.

La mayor parte de las especies del segundo *subphylum* (Subphylum Quelicerados) tienen seis pares de apéndices. De estos seis pares, los dos primeros son distintos de los demás. Los apéndices del primer par, que reciben el nombre de quelíceros, son prensores y de tipo mandibulado. Los del segundo par, funcionan normalmente a modo de antenas o pinzas. Los demás apéndices actúan como patas. A diferencia de los mandibulados, los quelicerados carecen de antenas sensitivas. Este *subphylum* incluye a la clase Pignogónidos (arañas marinas), la clase Merostomados (xifosuros) y la clase Arácnidos (escorpiones, opiliones, arañas, ácaros y garrapatas). Casi todos los arácnidos tienen cuatro pares de patas segmentadas. La mayoría de ellos son carnívoros, depredando sobre insectos. Tienen un papel importante en el equilibrio de los ecosistemas naturales.

Aparentemente, los insectos aparecieron a finales del Paleozoico puesto que hace 200 millones de años vivieron cucarachas, como ha quedado registrado en fósiles de esta época. El *phylum* de los artrópodos apareció mucho antes. Algunos fósiles de animales con una articulación sencilla en las patas han sido encontrados en las rocas de Ediacara, del Proterozoico superior.



**D** Dos mariposas virrey, *Limenitis archippus*, copulando. Estas mariposas, de colores naranjas y marrones, se encuentran en la parte central del Canadá y en los Estados Unidos, al este de las Montañas Rocosas. Barra de referencia = 7 cm. (Cortesía de P. Krombholz.)

# A-28 Pogonóforos

Del griego *pogon,* barba; *pherein,* llevar.

*Heptabrachia*
*Lamellisabella*
*Oligobrachia*
*Polybrachia*
*Riftia*
*Siboglinum*
*Spirobrachia*
*Zenkevitchiana*

Los pogonóforos son gusanos de las profundidades marinas que producen unos tubos quitinosos que se fijan sobre los sedimentos del fondo o sobre madera en descomposición en el fondo del mar. Se han obtenido ejemplares de los taludes continentales, casi siempre a profundidades superiores a los cien metros. Son relativamente nuevos para la ciencia, puesto que los primeros fueron izados de los fondos marinos frente a las costas de Indonesia en 1900 y desde entonces se han citado unas cien especies.

La mayor diversidad y las mejores muestras de pogonóforos han sido halladas en el Pacífico occidental, por Nueva Zelanda e Indonesia, pero podría ser que esto meramente reflejara el lugar de mayor actividad de los buques oceanográficos rusos. En las costas del Atlántico occidental, los pogonóforos han sido muestreados desde Nueva Escocia hasta Florida, en el golfo de México, el Caribe y en el Brasil. Al otro lado del Atlántico han sido hallados desde Noruega hasta el golfo de Vizcaya. Probablemente su distribución se extiende por todo el globo, especialmente en las aguas frías y profundas de los océanos y en los mares polares poco profundos.

Los tamaños de los pogonóforos van de los 10 cm hasta los 90 cm de longitud. La mayoría tienen una anchura inferior a 1 mm. Sus rígidos tubos tienen diámetros que oscilan entre 0,1 mm y 2,0 mm y están abiertos por ambos lados. Sus cuerpos tienen tres partes: una breve parte frontal, un largo tronco y un corto segmento terminal. La parte frontal comprende un lóbulo cefálico, o cabeza, debajo de la cual surgen unos largos tentáculos (a modo de barba, característica de la que deriva el nombre del *phylum*). El número de tentáculos puede variar entre un único tentáculo espiralado, a más de 250, dependiendo de la especie. Los tentáculos están tachonados de pínulas, extensiones de células epiteliales recubiertas de cilios. Se cree que algunos pogonóforos se alimentan extendiendo sus tentáculos para recoger detritos orgánicos y plancton. Las partículas alimenticias suspendidas podrían ser atrapadas por las pínulas, y los cilios podrían establecer unas corrientes de agua de fuera hacia dentro, a través de unos tubos o embudos formados por los tentáculos. Se ha investigado la existencia de células glandulares que segreguen enzimas digestivos, pero sin resultados positivos por el momento. Podría ser que los pogonóforos absorbieran alimento disuelto a través de su epidermis. Se cree que los tentáculos, bien cubiertos por microvillis, son puntos importantes en el intercambio de gases. De cualquier modo, los pogonóforos no tienen ni boca, ni intestino, ni ano. Algunos experimentos recientes sugieren que, normalmente, la alimentación se realiza por absorción activa, incluso desde el interior del tubo, regla válida al menos para los pogonóforos de menor tamaño. Sin embargo, unos trabajos muy recientes sugieren que los pogonóforos son alimentados simbióticamente por unas bacterias que recubren sus cuerpos.

Adyacente al lóbulo cefálico de la parte frontal se encuentra una región glandular, zona responsable de la secreción del material para la formación del tubo quitinoso. Su largo cuerpo contiene papilas cortas y dentadas. La breve región terminal u opistosoma, se halla compuesta por unos segmentos, cuyo número puede oscilar entre 5 y 23, y están cubiertos de quetas. Se cree que el opistosoma y las quetas contribuyen a la perforación del sustrato y al anclaje del tubo abierto por los dos costados. El opistosoma se pierde fácilmente en el dragado y, después del descubrimiento de los pogonóforos, hubo de pasar toda una generación antes de que se descubriera que, *in situ,* todos tienen un opistosoma.

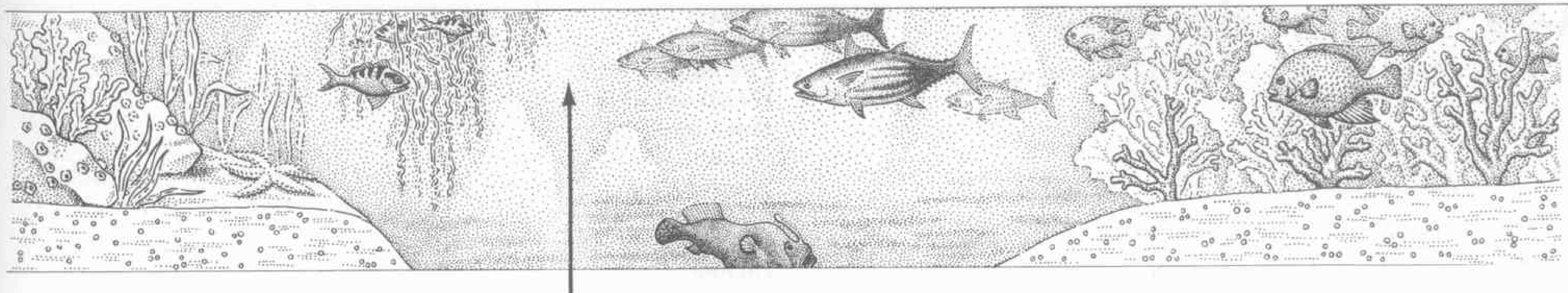


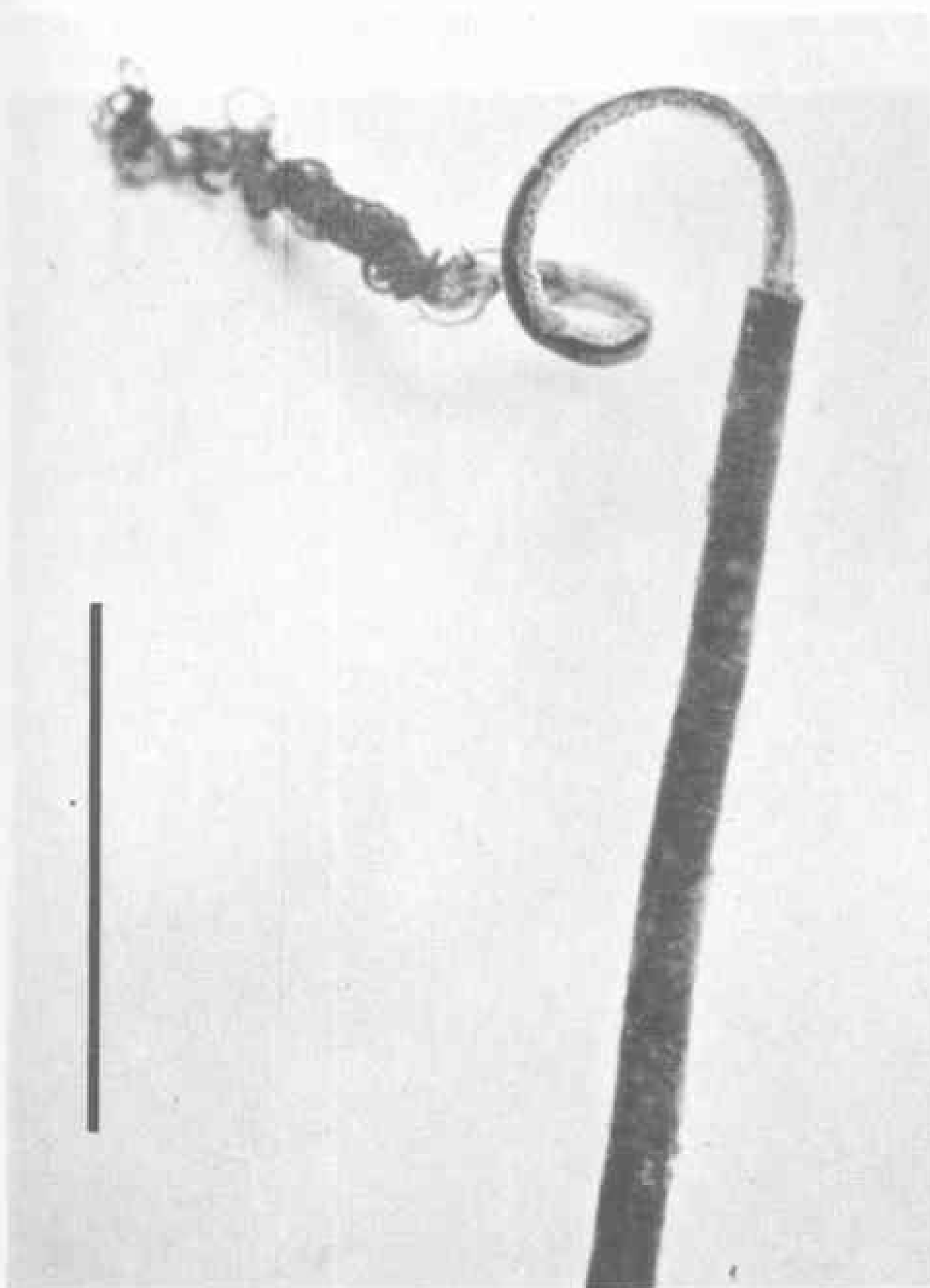


**A** *Riftia pachyptila,* pogonóforo de la clase Vestimentíferos. Esta fotografía, tomada a 250 metros de profundidad, frente a las Islas Galápagos, es la primera en ilustrar una colonia viva *in situ.* Barra de referencia = 25 cm. (Cortesía de J. Edmond; información de M. Jones.)

Los pogonóforos tienen celoma verdadero, que no sólo se extiende por sus tres partes del cuerpo, sino también por sus tentáculos. En el opistosoma, el celoma, al igual que la pared corporal del animal, se halla segmentado. Los pogonóforos tienen un sistema vascular cerrado y cada tentáculo contiene dos vasos sanguíneos.

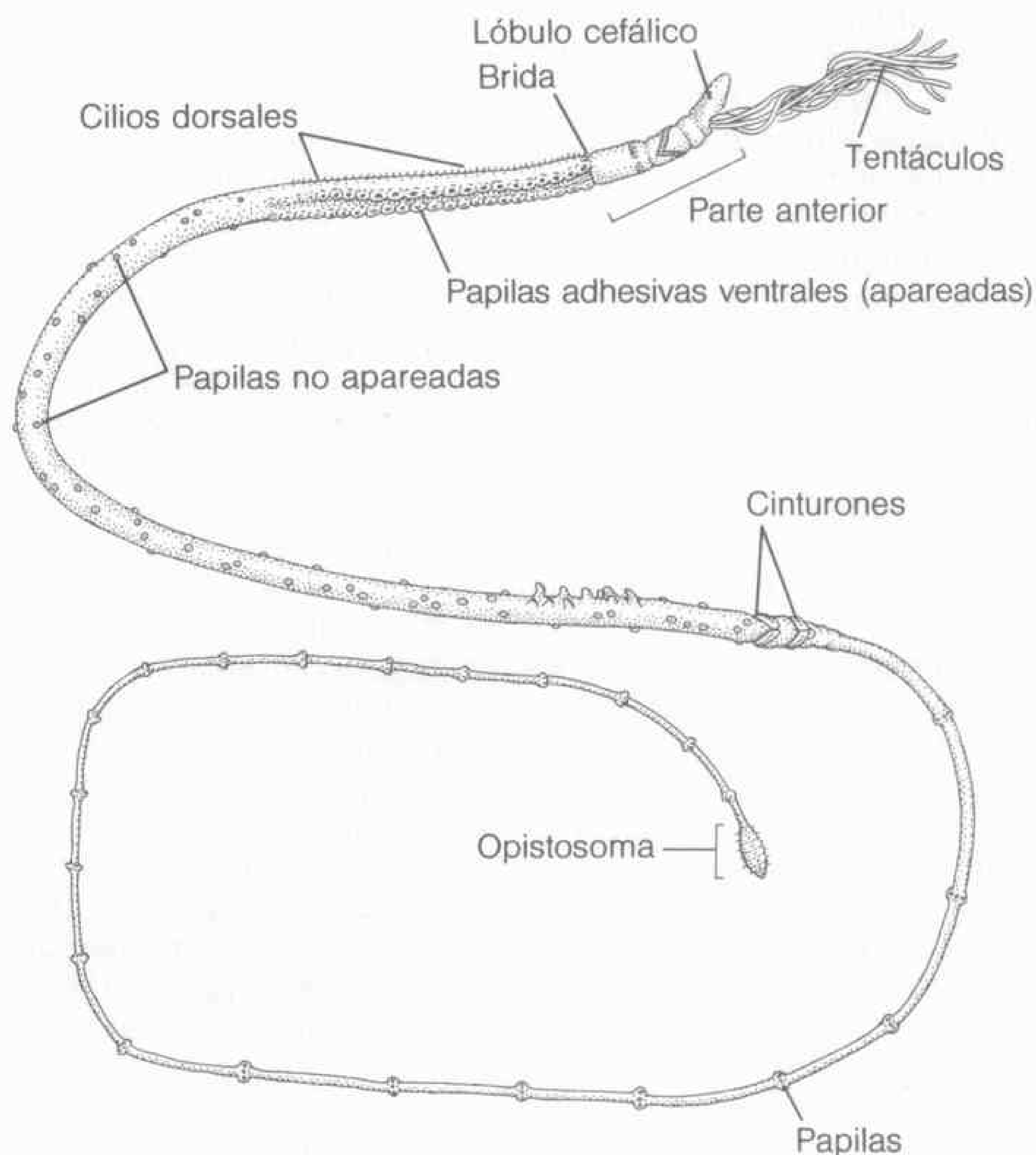
Los sexos se hallan separados pero son indistinguibles externamente. En el celoma del tronco se hallan dos gónadas cilíndri-







**B** Extremo anterior del cuerpo y corona de tentáculos de *Oligobrachia ivanovi*, visibles fuera del tubo. Barra de referencia = 1 cm. (Cortesía de A. J. Southward.)




**C** Vista diagramática y abreviada de un pogonóforo fuera del tubo. (Dibujo de L. Meszloy.)

cas. Los espermatozoides están agrupados en espermatóforos que, probablemente, son liberados al mar. Por lo menos en algunas especies, los embriones deben ser criados en el tubo donde habita la madre, puesto que del interior de dichos tubos han sido extraídos unos embriones ciliados. Los detalles de la fertilización y de sus fases tempranas del desarrollo no se conocen bien y no se han encontrado fases larvarias, aunque se ha estudiado el proceso de gastrulación en *Siboglinum*.

*Hyolithellus,* un fósil de las rocas del Cámbrico inferior hallado en Norteamérica, Groenlandia y Europa septentrional, ha sido asignado a los pogonóforos. Varios caracteres, como la segmentación del opistosoma, la presencia de un tubo, las quetas quitinosas y la naturaleza de la hemoglobina de la sangre de los pogonóforos, sugieren que este *phylum* desciende de antepasados anélidos. En realidad, algunos investigadores sostienen que deberían ser incluidos en el *phylum* de los anélidos. Otros autores consideran que son deuteróstomos y que tienen un origen independiente.

Los pogonóforos de la fotografía A son mucho más anchos que la mayoría de los demás miembros del *phylum,* y provisionalmente son asignados al grupo de los Vestimentíferos, propuesto como una clase de los pogonóforos o de los anélidos. Algunos caracteres que apartan a los vestimentíferos de los demás pogonóforos son la existencia de unos pliegues laterales de la pared corporal que se juntan en la línea central del tronco para formar un tubo exterior, la ausencia de púas en la parte terminal y la presencia de centenares de tentáculos.

# A-29 Equinodermos

Del griego *echinos*, erizo de mar; *derma*, piel.

*Arbacia*
*Asterias*
*Cucumaria*
*Echinarachnius*
*Metacrinus*
*Ophiura*
*Pisaster*
*Solaster*
*Strongylocentrotus*
*Thyone*

Los equinodermos se caracterizan por tener unos pies ambulacrales tubulares, estructuras que pertenecen a un único sistema hidráulico vascular que se desarrolla a partir de una parte del celoma. Los pies ambulacrales se utilizan en la locomoción, en la captura de alimento y en la respiración. El agua es conducida por todo el sistema vascular gracias a una acción muscular.

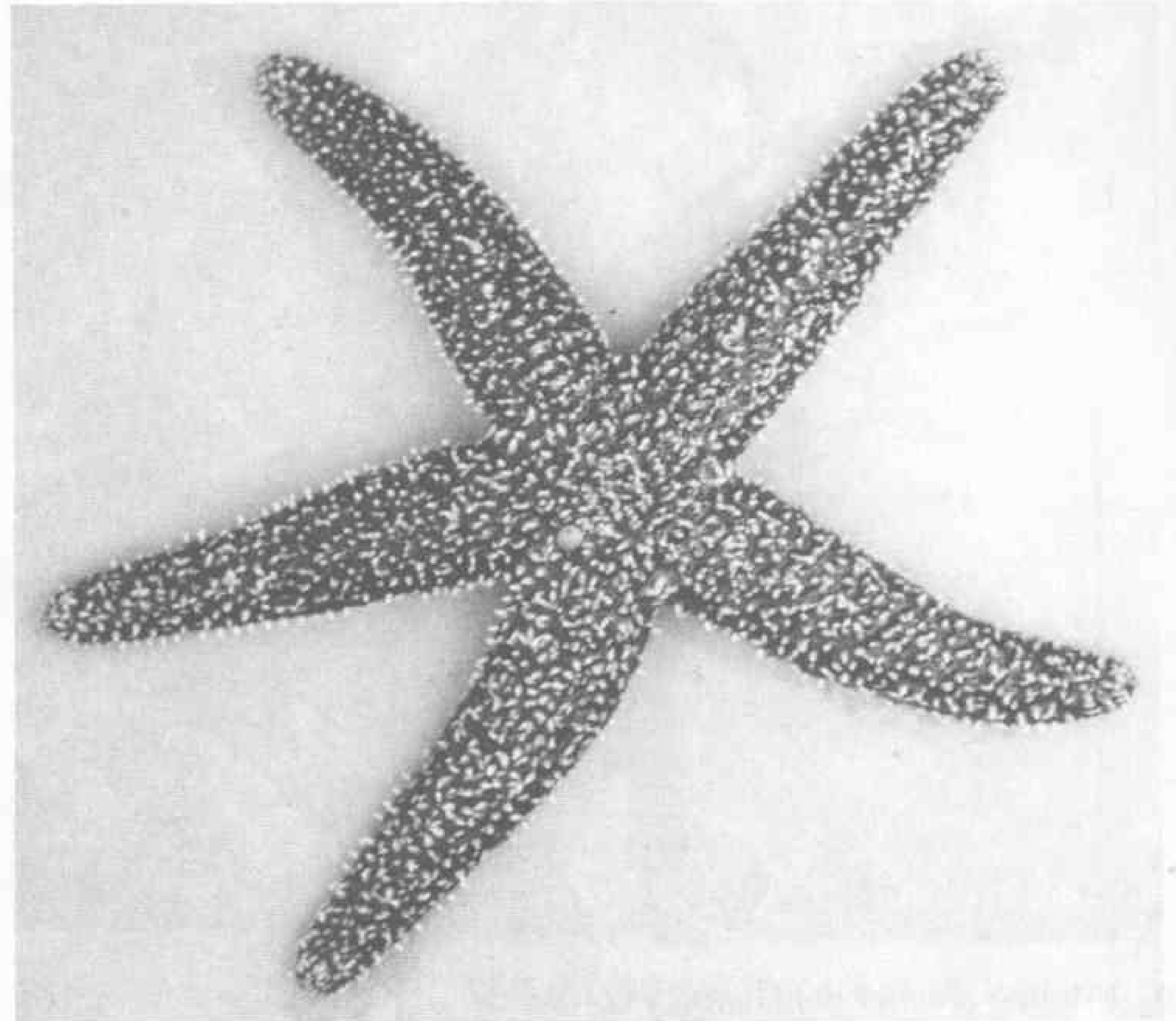
Hay cerca de 6000 especies vivas de equinodermos, todas ellas habitantes del mar. La mayoría son intermareales o submareales y muy pocas residen en las profundas grietas oceánicas. Se conocen miles de especies fósiles. Organismos bien conocidos pertenecientes a este *phylum* son las estrellas de mar, los erizos de mar, los lirios de mar y las holoturias. Los hombres comen algunos de ellos, por ejemplo en algunos lugares se toman las gónadas de los erizos de mar y las holoturias (también conocidas con el exótico nombre de *trepang*).

Los equinodermos adultos carecen de cabeza, cerebro y segmentación. La mayoría de ellos tiene simetría radial. Su cuerpo tiene generalmente cinco partes o brazos que irradian al exterior y reflejan la organización interna del animal. Su superficie está cubierta por una delicada epidermis, que se extiende sobre un endosqueleto de firme consistencia compuesto por unas placas calcáreas fijas o móviles. En la mayoría de los casos, las placas están dispuestas según una distribución determinada genéticamente y contienen espinas. Las placas de ciertas áreas de los brazos están perforadas y de ellas salen los pies ambulacrales.

El sistema digestivo de la mayoría de los equinodermos es sencillo y completo: el tracto digestivo empieza en la boca y termina en el ano, orificio abierto al exterior. En algunas especies falta el ano.

El sistema circulatorio de los equinodermos también irradia en cinco direcciones. Por él circula una sangre incolora que se distingue poco del líquido celomático. De hecho, en algunas especies es tan rudimentario que el mismo celoma realiza las funciones respiratorias y circulatorias. El celoma está rodeado por un tejido membranoso ciliado que recibe el nombre de peritoneo, y el fluido celomático contiene amebocitos libres que engullen a las partículas extrañas. En algunas especies, la respiración se efectúa por medio de unas branquias diminutas o papilas que se proyectan al exterior. Algunas especies respiran usando sus pies ambulacrales con los que intercambian fluido con el exterior. Las holoturias respiran por medio de unas estructuras cloacales especiales llamadas árboles respiratorios. Su sistema nervioso consta de un anillo nervioso que rodea la boca y de nervios que se extienden radialmente en las cinco direcciones.

Aunque la mayor parte de los equinodermos pueden regenerar fácilmente las partes de su cuerpo que se han fragmentado, su reproducción no es asexual. Los sexos están separados, aunque los miembros de cada sexo pueden parecerse mucho.

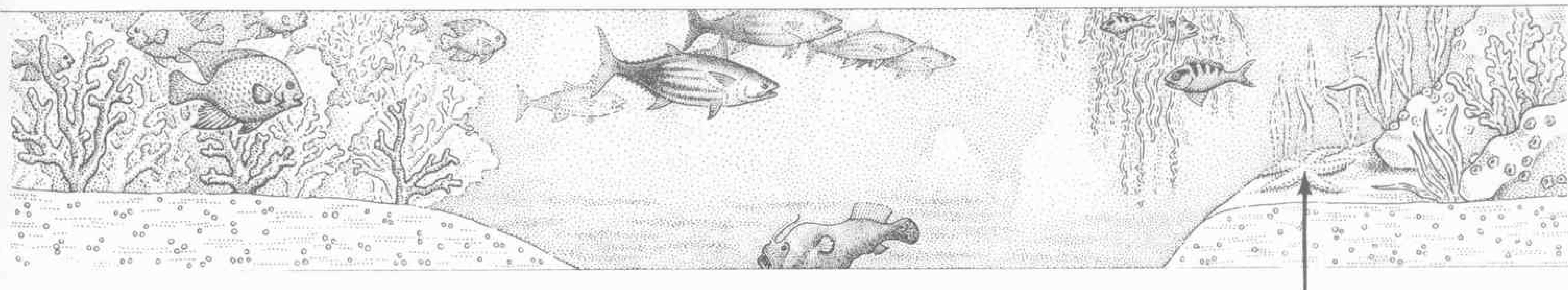




**A** Una estrella de mar, *Asterias forbesi*. El brazo de un adulto mide unos 13 cm.

Los huevos fertilizados se convierten en larvas ciliadas de simetría bilateral, que pueden pasar por una serie de fases larvarias antes de transformarse en adultos.

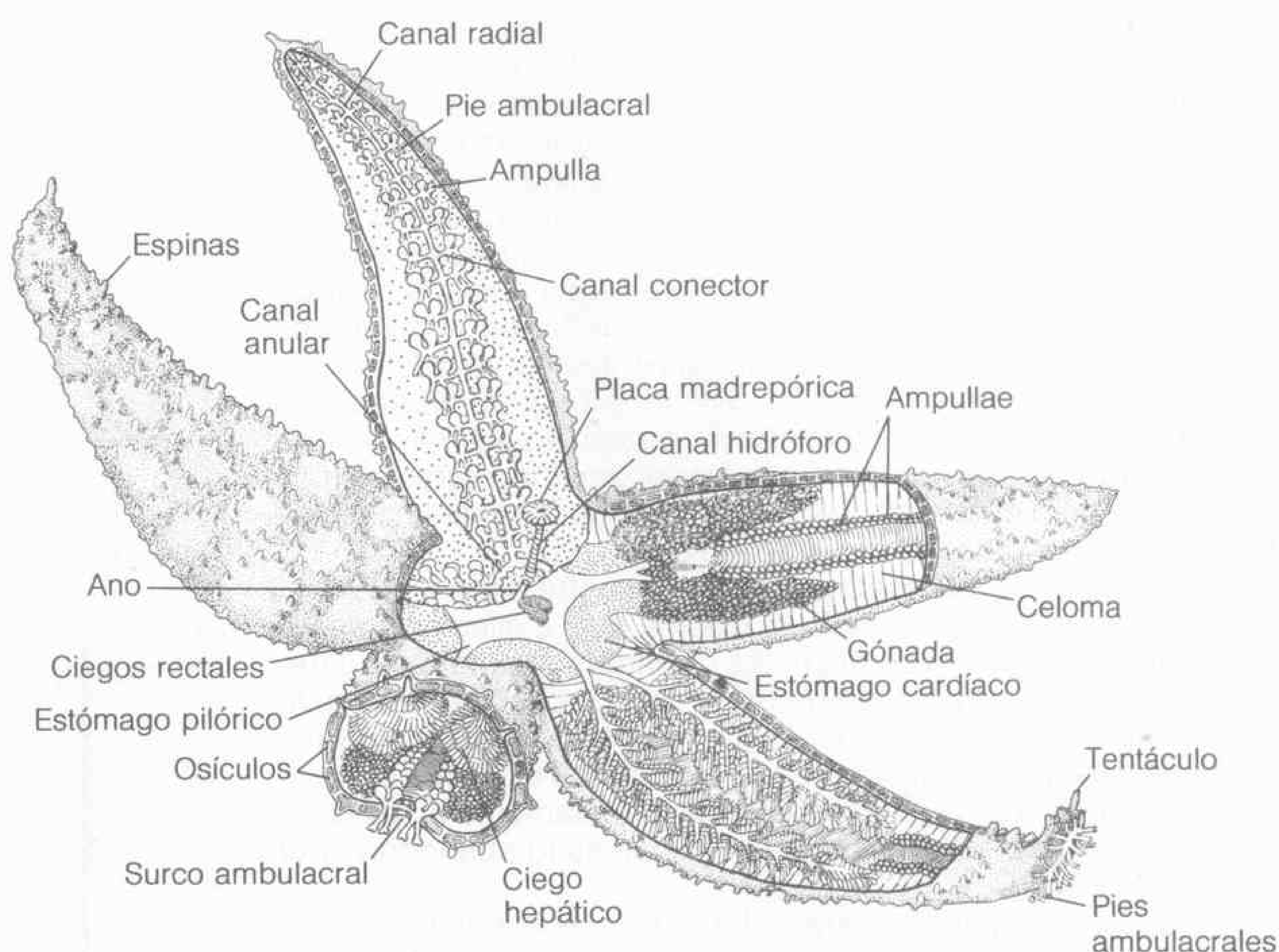
Hay muchas clases de equinodermos extinguidos, pero sólo viven en la actualidad cinco clases, agrupadas en dos *subphyla*. El primero, el *subphylum* Pelmatozoos, que únicamente contiene la clase Crinoideos, los lirios de mar. La boca y el ano de los crinoideos se abren en la cara superior de su cuerpo, que tiene una forma de taza y está sostenido por un esqueleto de la misma forma. La mayoría de ellos están fijos al sustrato, sosteniéndose por un pedúnculo aboral, es decir, situado en la superficie opuesta a la de la boca. Todas las demás clases de equinodermos vivos (clase Holoturioideos [pepinos de mar], clase Equinoideos [erizos de mar], clase Asteroideos [estrellas de mar] y clase Ofiuroideos [ofiuras]) pertenecen al *subphylum* Eleuterozoos. Estos equinodermos carecen de pedúnculos, y la boca y el ano se hallan en su plano inferior, mirando hacia la roca o hacia el sedimento.

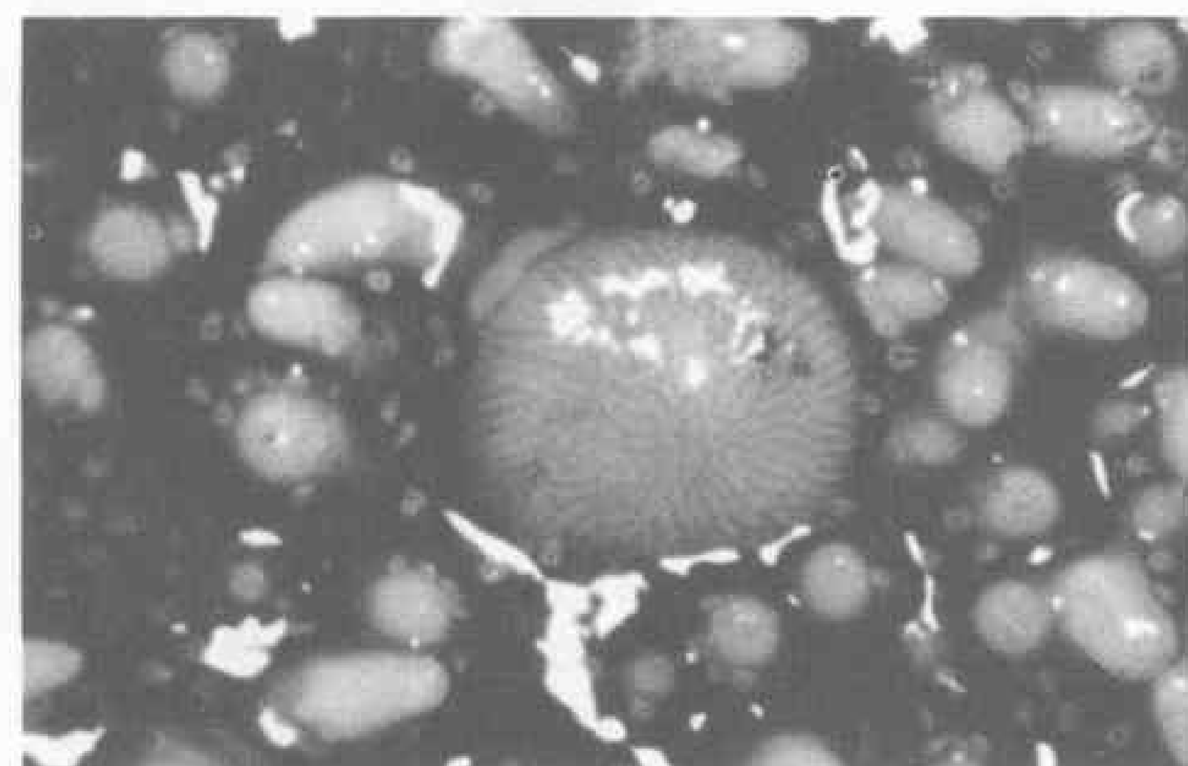




**B** Pies ambulacrales rodeando la boca.

**D** Morfología de la estrella de mar, *Asterias forbesi.* (Fotografías de W. Ormerod; dibujo de E. Hoffman; información de H. B. Fell.)



**C** La placa madrepórica, una abertura a través de la cual entra el agua del mar en el sistema vascular de las estrellas de mar.

Al igual que los cordados (Phylum A-32), los equinodermos son deuteróstomos: el blastóporo u orificio de la blástula se desarrolla para formar un ano en lugar de una boca. La existencia de una serie de características, como los procesos de división embrionaria, el modelo de blastulación o gastrulación en el desarrollo embrionario, la formación de tres capas germinativas (ectodermo, mesodermo y endodermo) y la existencia de un celoma verdadero, sugieren que los equinodermos y los cordados tienen antepasados comunes.

# A-30 Quetognatos

Del griego *chaite,* cabello; *gnathos,* mandíbula.

*Bathyspadella*
*Eukrohnia*
*Krohnitta*
*Pterosagitta*
*Sagitta*
*Spadella*

Los quetognatos también se conocen con el nombre de gusanos-saeta debido a la forma de su cuerpo. Se conocen cerca de 50 especies pertenecientes a 6 géneros. El prefijo «queto» se refiere a la presencia de unas destacables espinas móviles con las que atrapan y engullen a las presas, normalmente animales marinos, como copépodos (Phylum A-27), medusas (Phylum A-3), tunicados (Phylum A-32) y toda clase de protoctistas. En los quetognatos de la parte superior de los océanos todo este alimento puede ser observado directamente a través de su transparente intestino. Los quetognatos de aguas más profundas tienen una brillante coloración roja, anaranjada o rosa. Unas bandas de color naranja en la superficie de *Eukrohnia* pueden ser debidas a unos microorganismos que crecen sobre ellas.

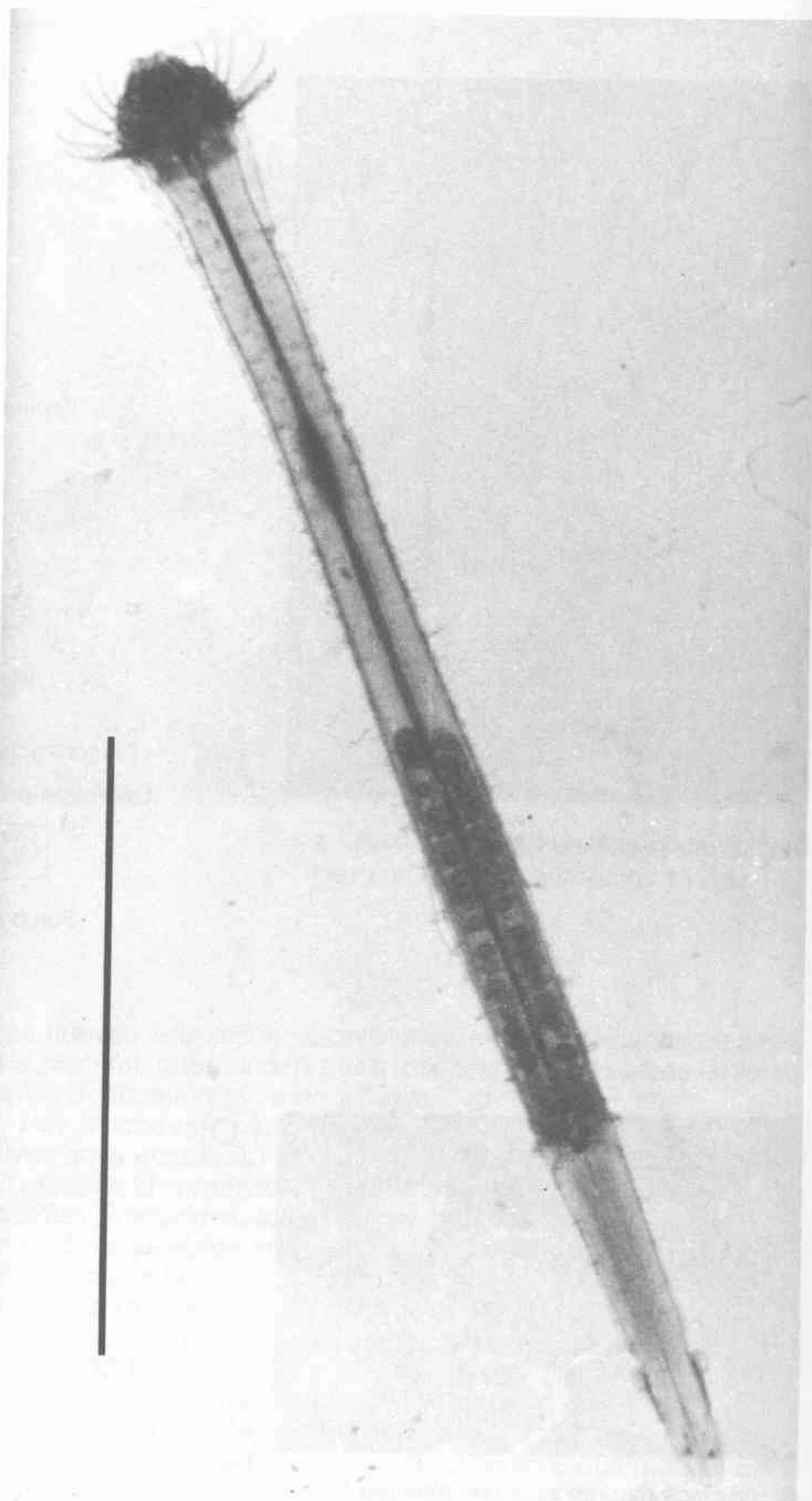
Los quetognatos son comunes en los mares abiertos de todo el planeta, desde las islas Spitsbergen, en Noruega, hasta los océanos Índico y Pacífico. Son especialmente abundantes en mares cálidos y no muy profundos. Algunos migran, viviendo en las aguas superficiales durante el invierno y en aguas más profundas en verano; y aún hay otros que presentan una migración más activa: migran diariamente, hacia la superficie durante la noche y hacia las profundidades durante el día.

Los tamaños de los quetognatos varían entre 0,5 cm y 15 cm. Están recubiertos por una cutícula externa que, a diferencia de las cutículas de la mayoría de animales invertebrados marinos, carece de quitina. El movimiento de unos cilios provoca una circulación de fluido por todo su cuerpo, distribuyendo el alimento y los residuos. Los quetognatos carecen de órganos excretores, circulatorios y respiratorios. El oxígeno entra directamente a través de su pared corporal y las sustancias residuales lo abandonan por el mismo camino.

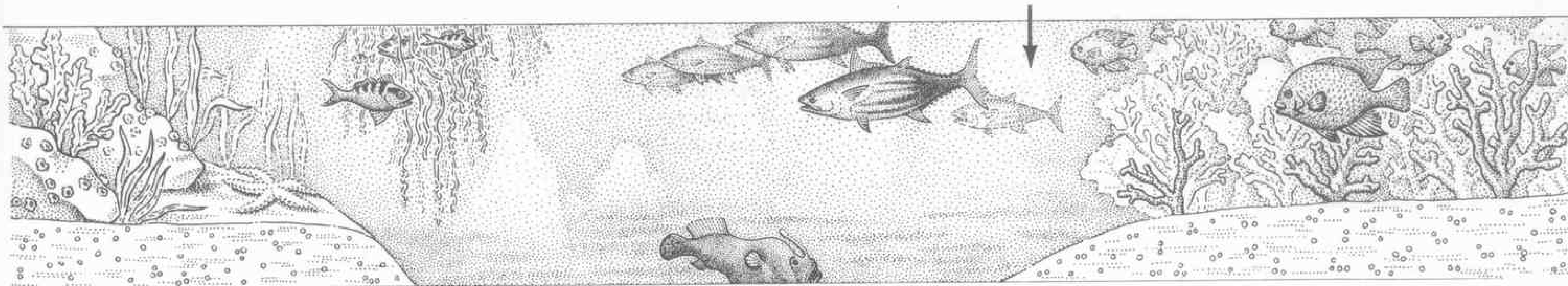
Los quetognatos tienen uno o dos pares de aletas laterales y una cola, los cuales se sostienen gracias a unas finas espinas. Es gracias al movimiento de su cola, no de sus aletas, como el animal se dispara hacia adelante y hacia atrás. Las aletas son utilizadas como palas estabilizadoras. Entre comidas, su cabeza espinosa puede quedar cubierta por parte de su pared corporal.

El sistema nervioso de los quetognatos contiene ganglios, grupos de corpúsculos celulares nerviosos, situados en la cabeza y en su parte ventral. Su superficie está claveteada de papilas sensitivas, por lo que este animal es muy sensible al contacto. Sus dos ojos compuestos, situados en la cabeza, son probablemente incapaces de formar una imagen visual, aunque son sensibles a las diferencias de intensidad lumínica.

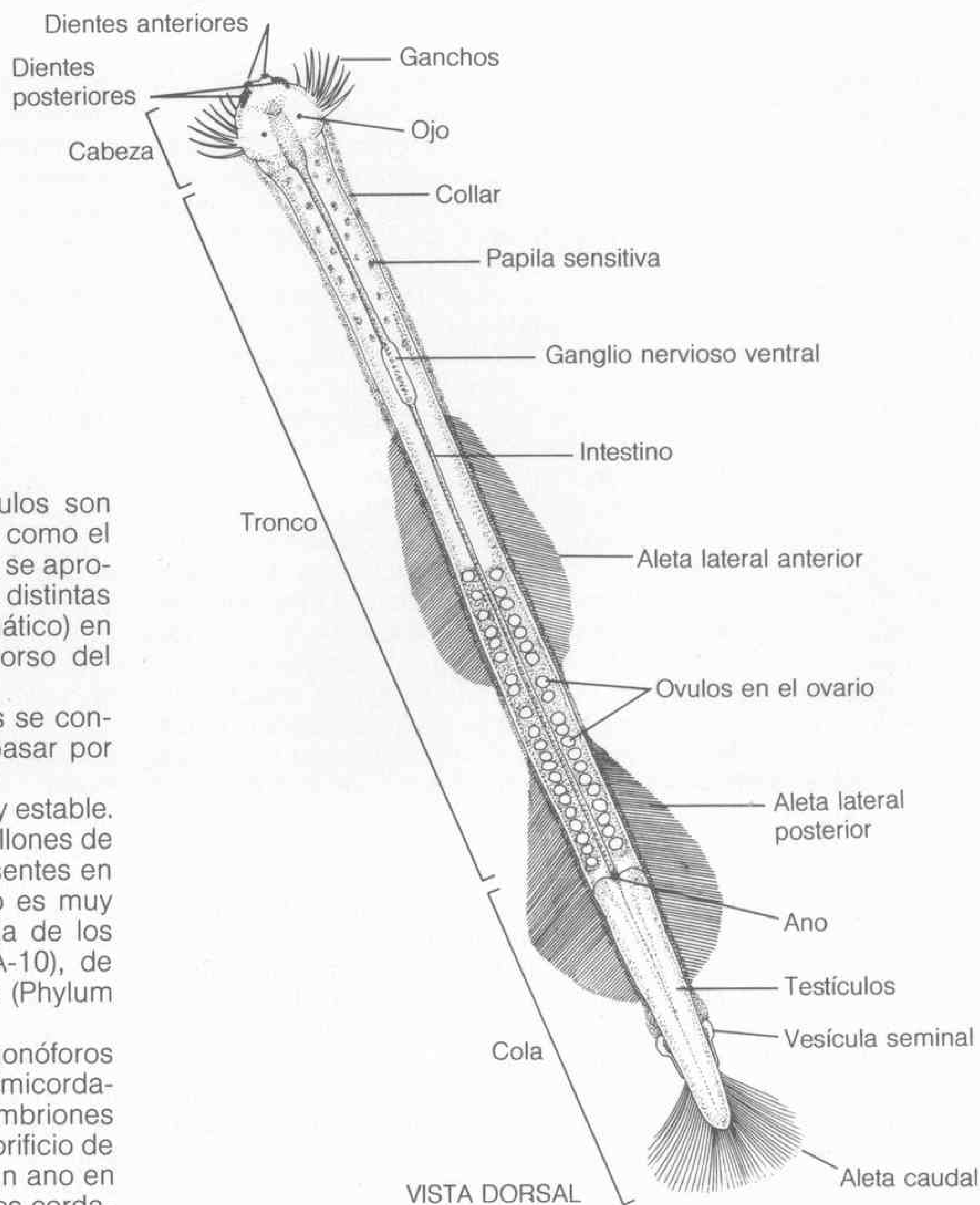
Cada individuo es hermafrodita, con órganos masculinos y femeninos. Los ovarios, emplazados en el tronco, producen óvulos, mientras que los testículos, en la cola, producen espermatozoides. El esperma madura antes que los óvulos y es liberado al exterior por rotura de las vesículas seminales. Los espermatozoides se adhieren a las aletas del animal que los ha producido o a las de un compañero. La fertilización se efectúa en el interior del







*Sagitta bipunctata,* una especie de quetognato. Estos animales usan, probablemente, sus «aletas» transparentes para estabilizar su movimiento y mantener la flotación, más que para la natación propiamente dicha. Barra de referencia = 5 cm. (Fotografía por cortesía de G. C. Grant; dibujo de I. Atema; información de G. C. Grant.)




cuerpo del quetognato. En algunas especies, los óvulos son fertilizados por esperma del mismo individuo. En otras, como el gusano *Spadella,* hay fertilización cruzada: dos gusanos se aproximan y se sitúan de costado mirando hacia direcciones distintas y cada uno incrusta un espermatóforo (paquete espermático) en el cuello del otro; el esperma se desplaza por el dorso del quetognato dirigiéndose a los receptáculos seminales.

En todas las especies de quetognatos los embriones se convierten en el mar en pequeños gusanos adultos sin pasar por estadios metamórficos.

Los quetognatos constituyen un *phylum* muy antiguo y estable. Algunos de sus fósiles tienen una antigüedad de 500 millones de años, lo que indica que estos gusanos ya estaban presentes en el Cámbrico. Su relación con otros *phyla* animales no es muy clara. La cubierta de los quetognatos se asemeja a la de los gastrotricos (Phylum A-9), de los rotíferos (Phylum A-10), de los quinorrincos (Phylum A-11) y de los nematomorfos (Phylum A-15), pero su parecido es sólo superficial.

Los quetognatos se hallan emparentados con los pogonóforos (Phylum A-28), los equinodermos (Phylum A-29), los hemicordados (Phylum A-31) y los cordados (Phylum A-32). Los embriones de estos cuatro *phyla* siguen un desarrollo en el que el orificio de la blástula, llamado blastóporo, pasa a convertirse en un ano en lugar de formar la boca. Sólo en los quetognatos y en los cordados se forma posteriormente una cola detrás del ano. Al igual que otros deuteróstomos (del Phylum A-28 al A-32), los fotorreceptores de los quetognatos se desarrollan a partir de células que tienen undulipodios con dobles túbulos periféricos, pero no túbulos centrales. Otros animales invertebrados no tienen colas postanales y carecen de undulipodios en sus fotorreceptores. Así, los quetognatos podrían parecerse a los antecesores invertebrados de los vertebrados.

Los quetognatos tienen un papel importante en las pesquerías marinas. Ocasionalmente pueden atacar a las larvas de peces de valor comercial, como el arenque. Sin embargo, también sirven como alimento a los arenques adultos. Las especies de quetognatos se distribuyen según gradientes de temperatura y han sido usados como indicadores térmicos en el seguimiento de las corrientes marinas. Por ejemplo, la distribución de *Sagitta bipunctata,* quetognato de las aguas de la plataforma continental de Carolina del Norte, ayuda a localizar las extensiones laterales de la corriente de Florida.

# A-31 Hemicordados

Del griego *hemi-*, medio; del latín *chorda*, cuerda.

*Atubaria*
*Balanoglossus*
*Cephalodiscus*
*Glandiceps*
*Glossobalanus*
*Ptychodera*
*Rhabdopleura*
*Saccoglossus*
*Spengelia*

Los hemicordados son pequeños animales de cuerpo blando que viven en túneles en forma de U en los fondos arenosos o lodosos de los mares, aunque también se encuentran algunos hemicordados en el mar abierto. Se conocen unas 90 especies. Con una apariencia externa vermiforme, estos animales tienen simetría bilateral y carecen de segmentación. Se puede considerar a *Saccoglossus* como su mejor representante.

Los hemicordados presentan dos tipos de configuración diferenciadas, cada una de ellas correspondiendo a una clase distinta: clase Enteropneustos y clase Pterobranquios. Los organismos de la clase Enteropneustos tienen cuerpos cilíndricos y son animales solitarios. La mayoría tiene tamaños comprendidos entre 2,5 y 250 cm. *Balanoglossus gigas* tiene una longitud de 1,5 metros. Los cuerpos de los enteropneustos son carnosos y contráctiles. Tienen una probóscide, un collar, un tronco y de 10 a más de 100 pares de hendiduras branquiales. De la boca, situada en el collar, surge un tracto digestivo recto que discurre a través de un celoma conspicuamente tripartito. Los enteropneustos carecen de tentáculos. Hay unas 65 especies, incluyendo géneros como *Ptychodera*, *Balanoglossus* y *Saccoglossus*.

Los miembros de la clase Pterobranquios tienen cuerpos en forma de vasija. Los mayores tamaños oscilan alrededor de los 7 mm. La mayoría de los organismos de esta clase son coloniales. Tienen un tracto digestivo en forma de U que sitúa al ano en las proximidades de la boca. El collar que rodea a la boca tiene pares de extensiones huecas a modo de brazos cubiertos de tentáculos ciliados. La faringe puede tener un par de hendiduras branquiales o puede carecer de cualquier vestigio de branquias. Los pterobranquios pueden reproducirse asexualmente, por gemación, o sexualmente, por intercambio sexual entre dos individuos paternos. La clase contiene dos órdenes: orden Rabdopléuridos y orden Cefalodíscidos. En el orden Rabdopléuridos cada individuo tiene una única gónada. Los individuos están normalmente conectados por un pedúnculo común o estolón, y cada animal se halla incluido en un tubo propio. Los miembros del otro orden tienen un par de gónadas. Los individuos son de vida libre o se hallan agrupados en una colonia cubierta por un único estuche englobante.

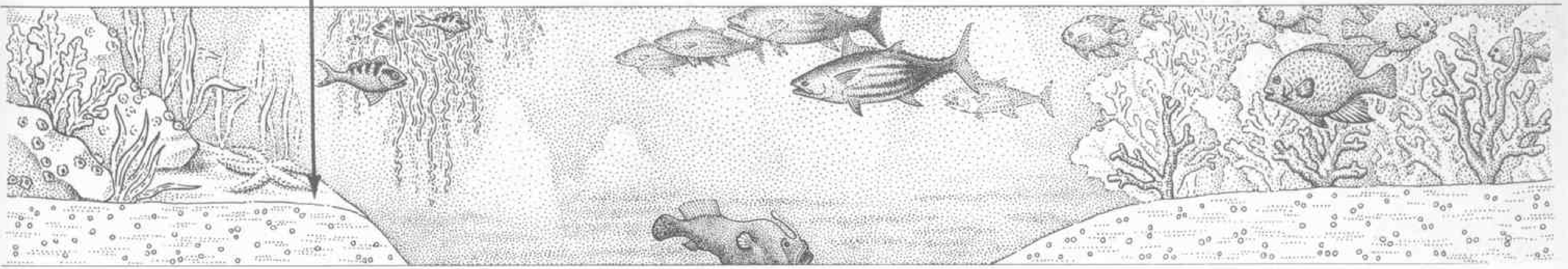
En los hemicordados los sexos están separados, pero tienen un aspecto externo parecido. Los huevos fertilizados de algunas especies de enteropneustos se transforman primero en unas larvas ciliadas llamadas tornaria; otras tienen un desarrollo directo, produciendo la forma adulta. Los pterobranquios tienen un tipo de larva distinto, que se asemeja a la de los miembros de una tercera clase de la que hay muy poca información disponible, la clase Planctosferoides. Este taxon se constituyó para englobar a unas larvas pelágicas transparentes de unos 10 mm de anchura con tubos digestivos en forma de U, sacos celómicos y franjas ramificadas de cilios. Por su similitud con las larvas de los pterobranquios, los planctosferoides se clasifican como hemicordados, aunque todavía no se han encontrado individuos adultos.

El sistema circulatorio de los hemicordados es generalmente abierto. El celoma se halla dividido en tres conspicuas cámaras: anterior, media y posterior. Unos canales surcan el mesosoma, la parte del medio del celoma. La circulación se efectúa por medio de un vaso pulsátil de tipo corazón situado en el protosoma, la parte anterior del celoma. Se cree que los hemicordados excretan sus residuos a través de un poro cercano a la boca, pero no hay una prueba experimental sobre ello.

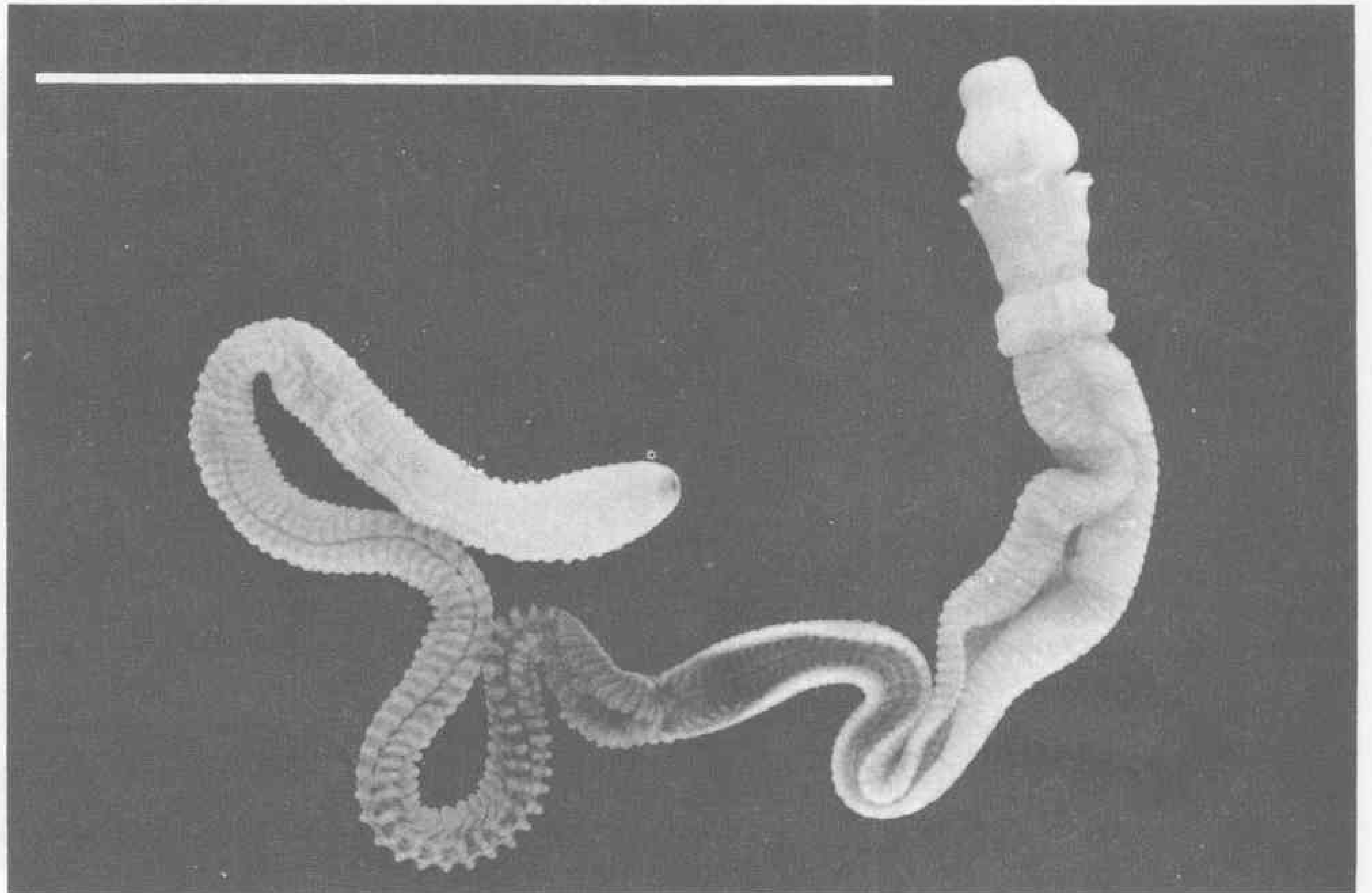
Los nervios se extienden por la epidermis mediodorsal y medioventral y se recogen para formar un cordón nervioso dorsal y ventral. Los dos cordones nerviosos se interconectan por medio de un anillo nervioso situado alrededor de la región intestinal. Hay otro anillo que rodea la probóscide y que también se halla conectado con el cordón nervioso dorsal.

El *phylum* es antiguo: se han encontrado fósiles de pterobranquios en rocas del Ordovícico, hace unos 450 millones de años. Podría haber sido el primero entre los *phyla* deuteróstomos (pogonóforos, equinodermos, quetognatos, hemicordados y cordados, del Phylum A-28 al A-32). En todos estos *phyla* el blastoporo embriónico se transforma en un ano en lugar de formar una boca. Probablemente todos estos cinco *phyla* tengan un antepasado común.

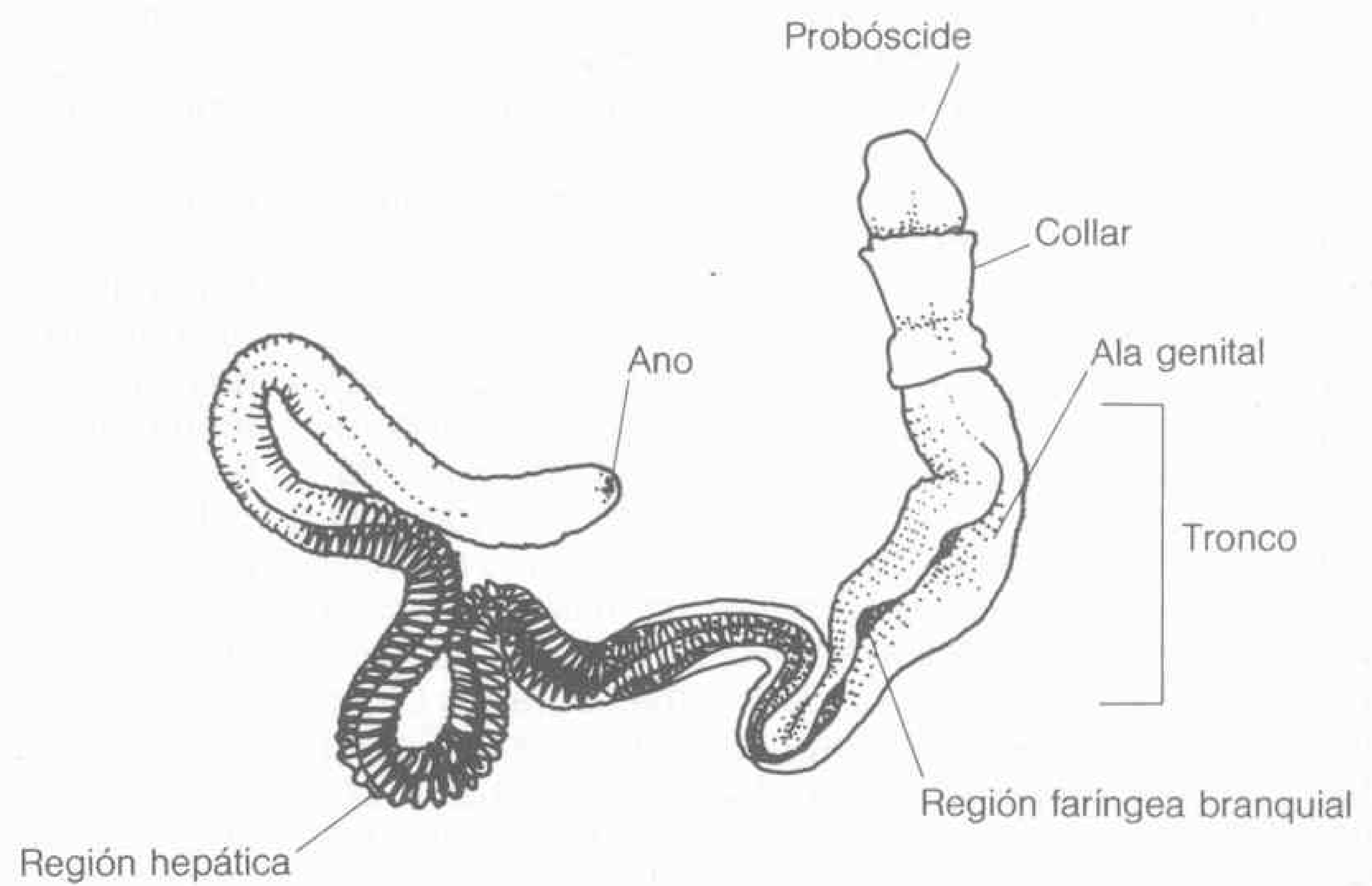
Al igual que los equinodermos, los hemicordados surgen de huevos, y muchos de ellos pueden pasar por un estadio larval formado por larvas con franjas ciliadas. Los hemicordados se parecen a los cordados por la presencia de hendiduras branquiales en su garganta o faringe, así como por tener un cordón nervioso, llamado anillo nervioso peribucal, que se produce a partir de la epidermis dorsal del embrión. Durante muchos años se creyó que los hemicordados tenían una estructura esquelética longitudinal y cilíndrica llamada notocordia y que por esta característica podían ser incluidos en el *phylum* de los cordados. Posteriores estudios muy detallados revelaron que la supuesta notocordia de los hemicordados es en realidad una bolsa bucal, una breve proyección de la cavidad bucal, que carece totalmente de relación con la notocordia de los cordados. Los hemicordados, según el parecer de muchos zoólogos, son suficientemente distintivos como para formar un *phylum* por sí solos.







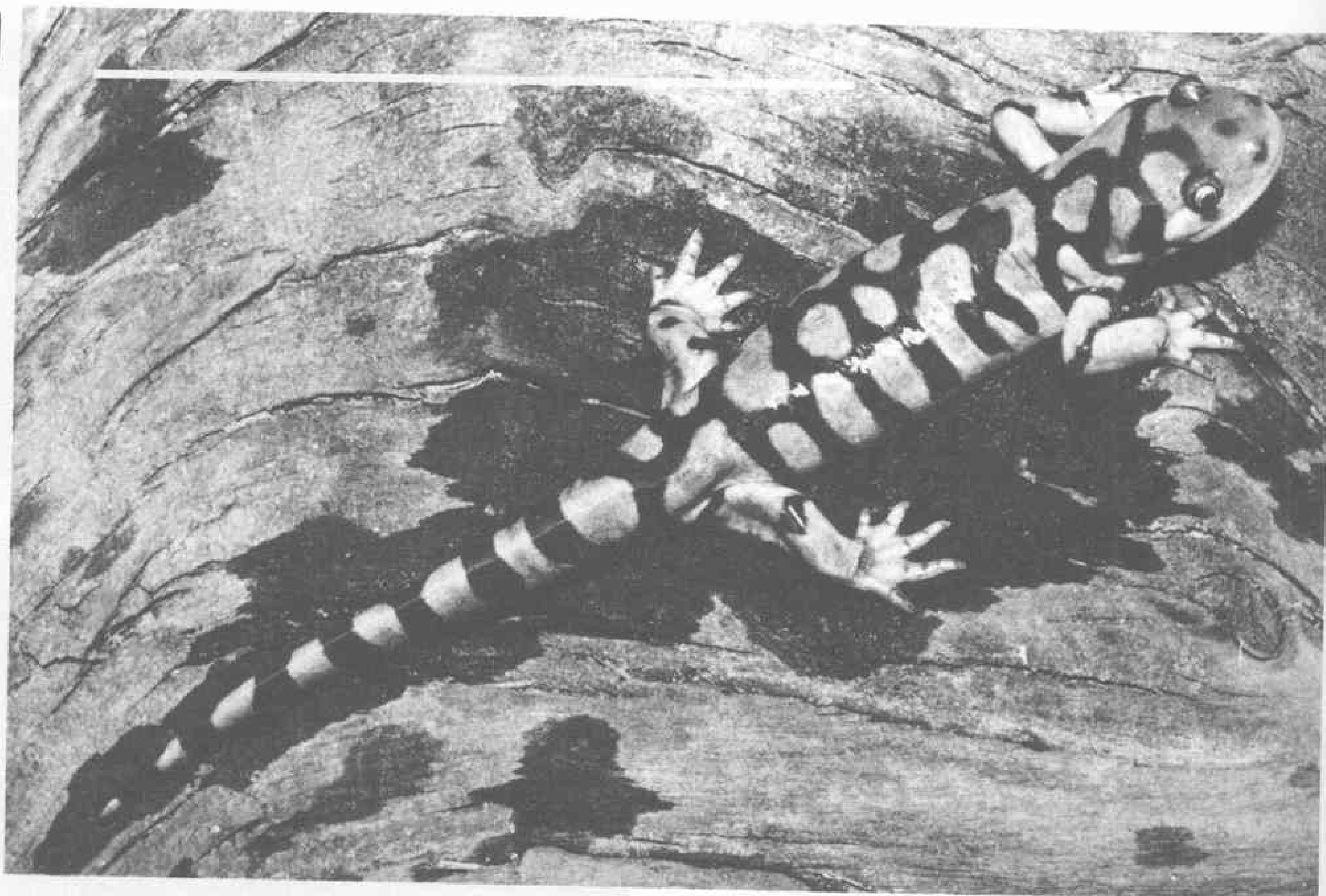
*Ptychodera flava,* un gusano hemicordado encontrado en la zona arenosa submareal cerca de la playa de Waikiki, Hawaii. Barra de referencia = 5 cm. (Fotografía por cortesía de M. G. Hadfield; dibujo de I. Atema; información de M. G. Hadfield.)



# A-32 Cordados

Del latín *chorda*, cuerda.





**A** *Ambystoma tigrinum,* la salamandra tigre, pertenece a la clase Anfibios, y a la familia Ambistomátidos. Es una de las salamandras más extendidas en Norteamérica (la del grabado fue fotografiada en Nebraska). Puede medir hasta más de 20 cm de longitud. Los adultos son negros o de un pardo oscuro con manchas amarillas. Barra de referencia = 10 cm. (Cortesía de S. J. Echternacht.)

Los miembros de este *phylum,* el nuestro, son los animales mejor conocidos. De hecho, para mucha gente, cordado es sinónimo de animal. Todos los mamíferos, aves, anfibios, reptiles y peces (es decir, todos los vertebrados), además de varios grupos de animales poco conocidos (incluyendo a algunos invertebrados), pertenecen a este *phylum.* Consta de unas 45 000 especies, entre las cuales se encuentran los animales de mayor importancia económica, a excepción, quizá, de los artrópodos y los moluscos.

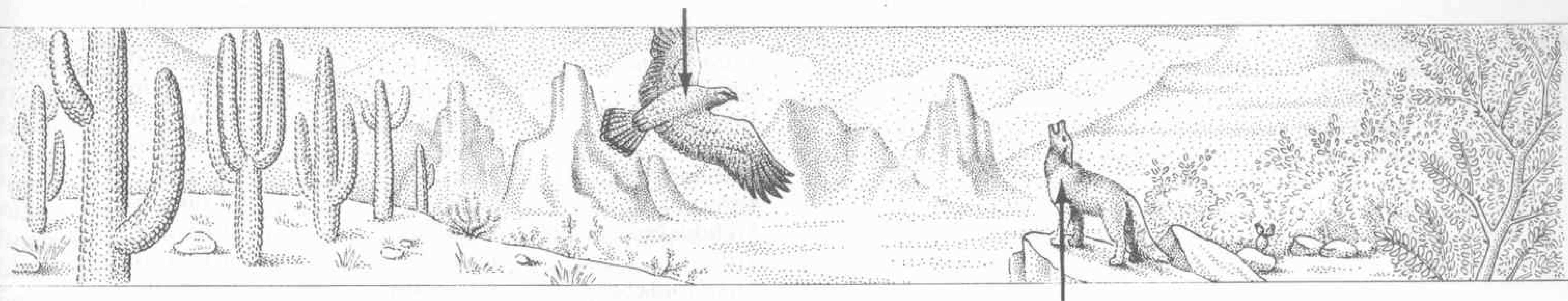
Los cordados pueden ser fácilmente definidos por la presencia de tres rasgos principales: uno es la existencia de un único cordón nervioso dorsal, el cual, en los mamíferos, forma el cerebro y la espina dorsal. Un segundo rasgo universal en los cordados es la presencia de un cilindro cartilaginoso, la notocordia, que está situado en posición dorsal respecto al intestino embriónico. Esta delicada barra de células contiene una matriz gelatinosa y está envainada dentro de un tejido fibroso. Se extiende por todo el cuerpo del animal y, en algunos cordados invertebrados como las lampreas y anfioxos, persiste durante toda su vida. En los vertebrados, por el contrario, la notocordia es reemplazada por la columna vertebral. La tercera característica de los cordados es la presencia, en algún estadio de su ciclo vital, de hendiduras branquiales en la faringe o garganta. Estas branquias revelan el origen marino del *phylum.* En los vertebrados terrestres, estas hendiduras branquiales sólo se presentan en el embrión; luego se cierran o se transforman, y en el organismo adulto están ausentes.

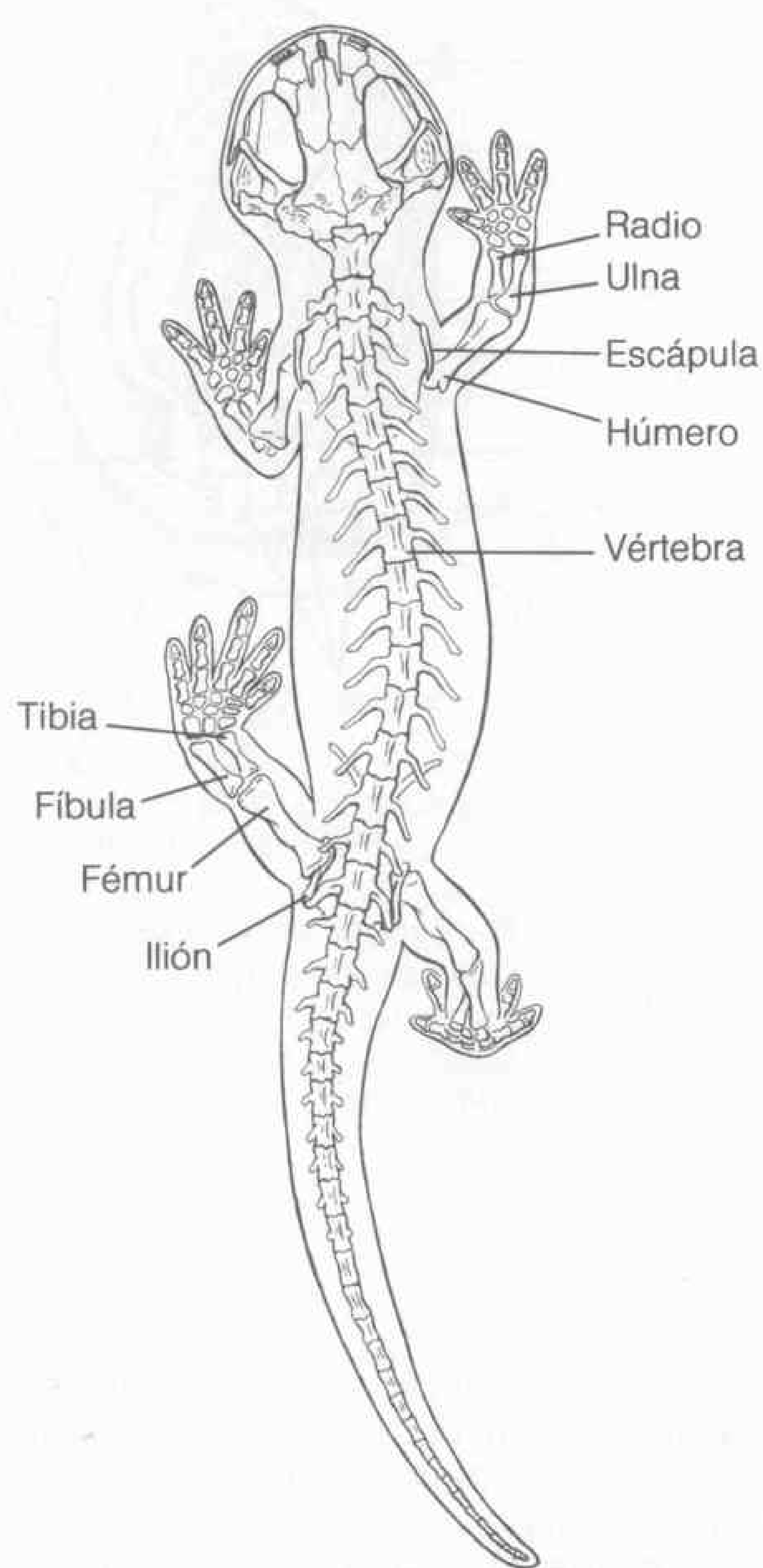
Los cordados son animales de simetría bilateral que se desarrollan a partir de tres capas germinativas: endodermo, mesodermo y ectodermo. Sus cuerpos están segmentados, hecho que se pone de manifiesto por la existencia de una columna vertebral compuesta de repetidas vértebras. Todos los cordados tienen un tracto digestivo completo con una boca y un ano, y un celoma bien desarrollado que deriva de la capa mesodérmica. Los órganos internos, que se hallan rodeados por unos finos tejidos membranosos, llamados mesenterios, están suspendidos en este celoma.

Todos los cordados se reproducen sexualmente; hay unos pocos que también pueden reproducirse partenogenéticamente. En su gran mayoría, los sexos se hallan separados y se producen unos óvulos de gran tamaño que son fertilizados por espermatozoides undulipodiados.

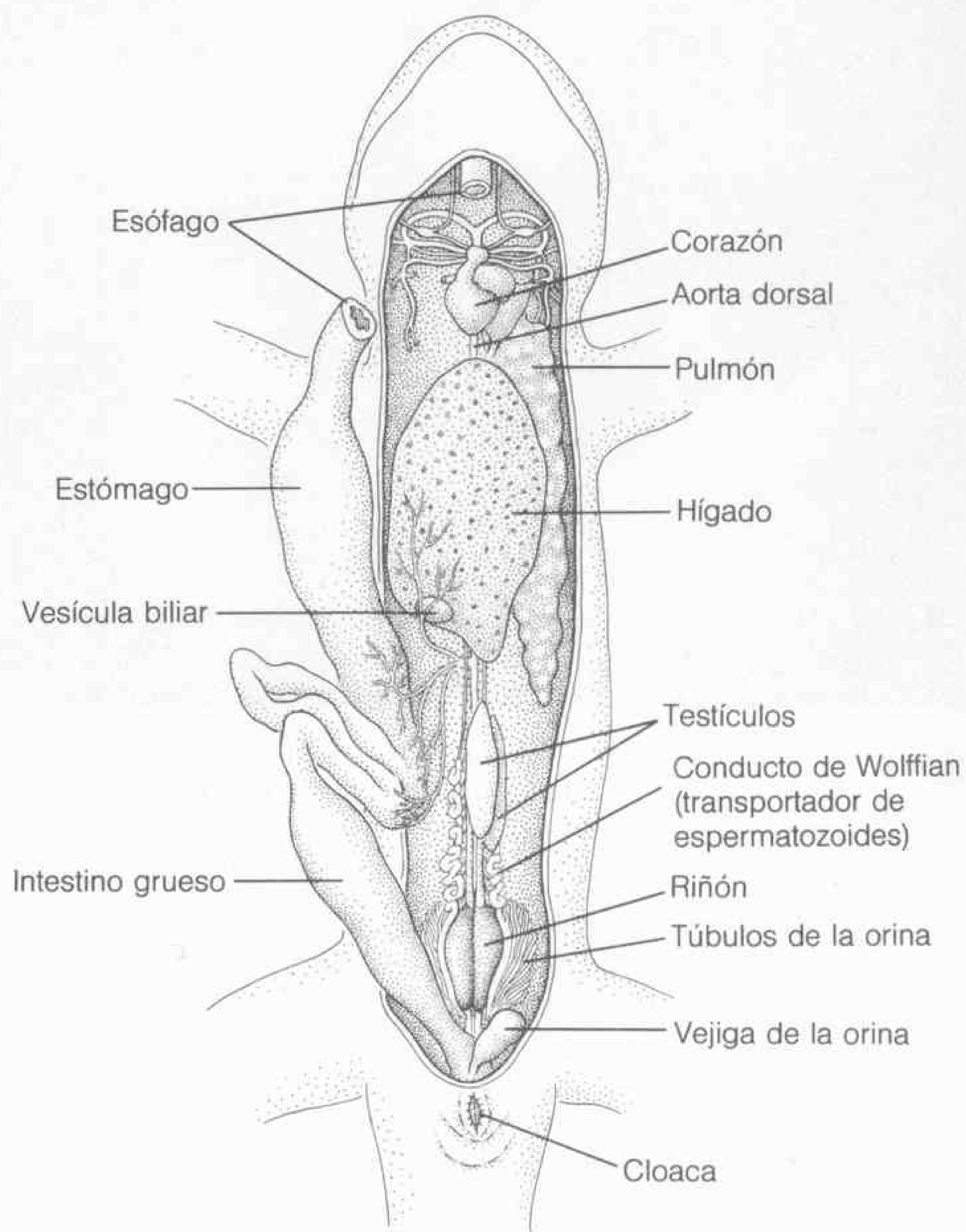
De acuerdo con las clasificaciones más comunes, hay cuatro *subphyla* de cordados. Los animales de los dos *subphyla* Acraniados, los Subphylum Tunicados y Subphylum Cefalocordados, carecen de cerebro.

La mayoría de tunicados son animales marinos sésiles; sólo la larva tiene un cordón nervioso. El adulto segrega una túnica, un





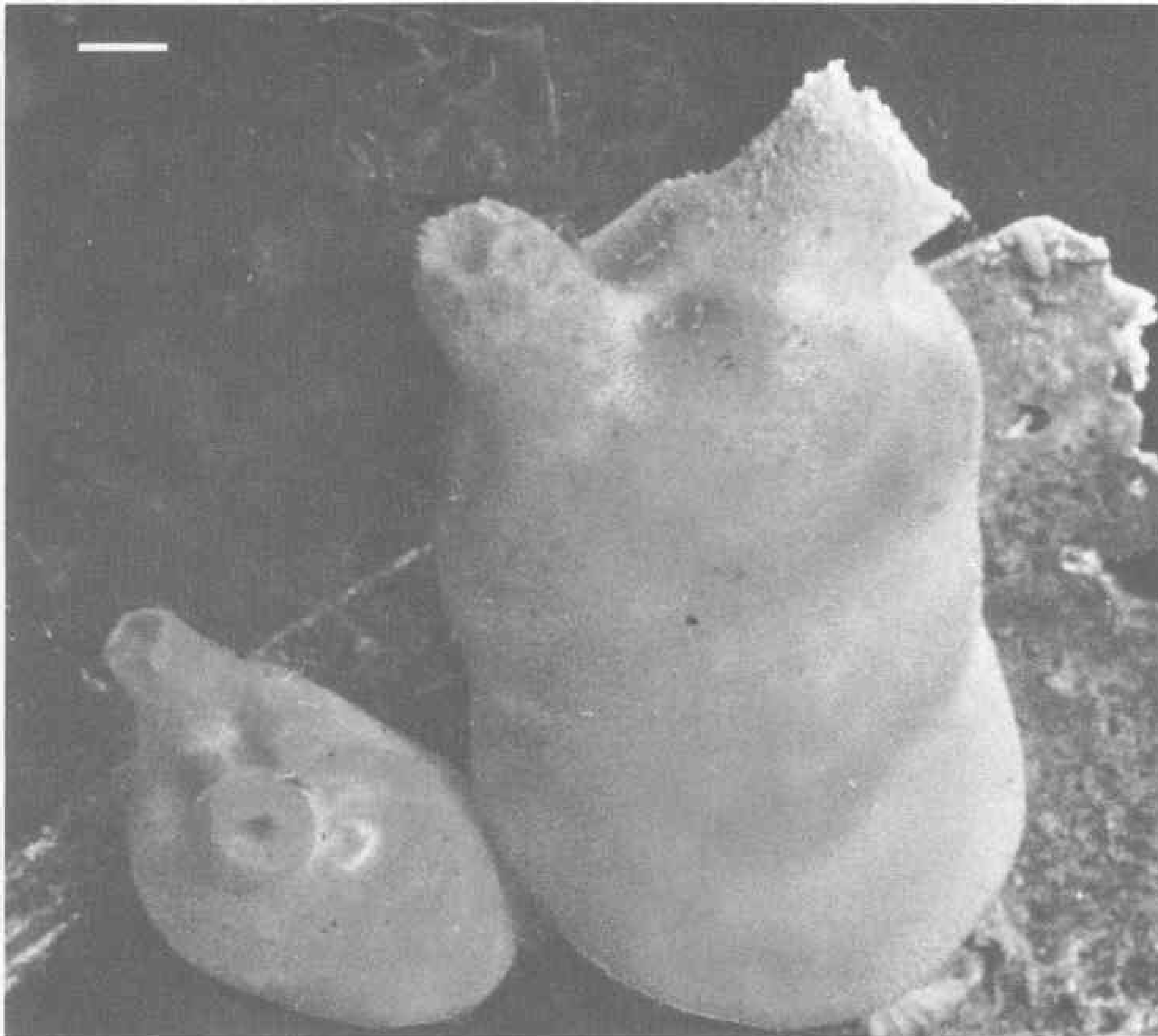

ESQUELETO (VISTA DORSAL)




ÓRGANOS INTERNOS (VISTA VENTRAL)

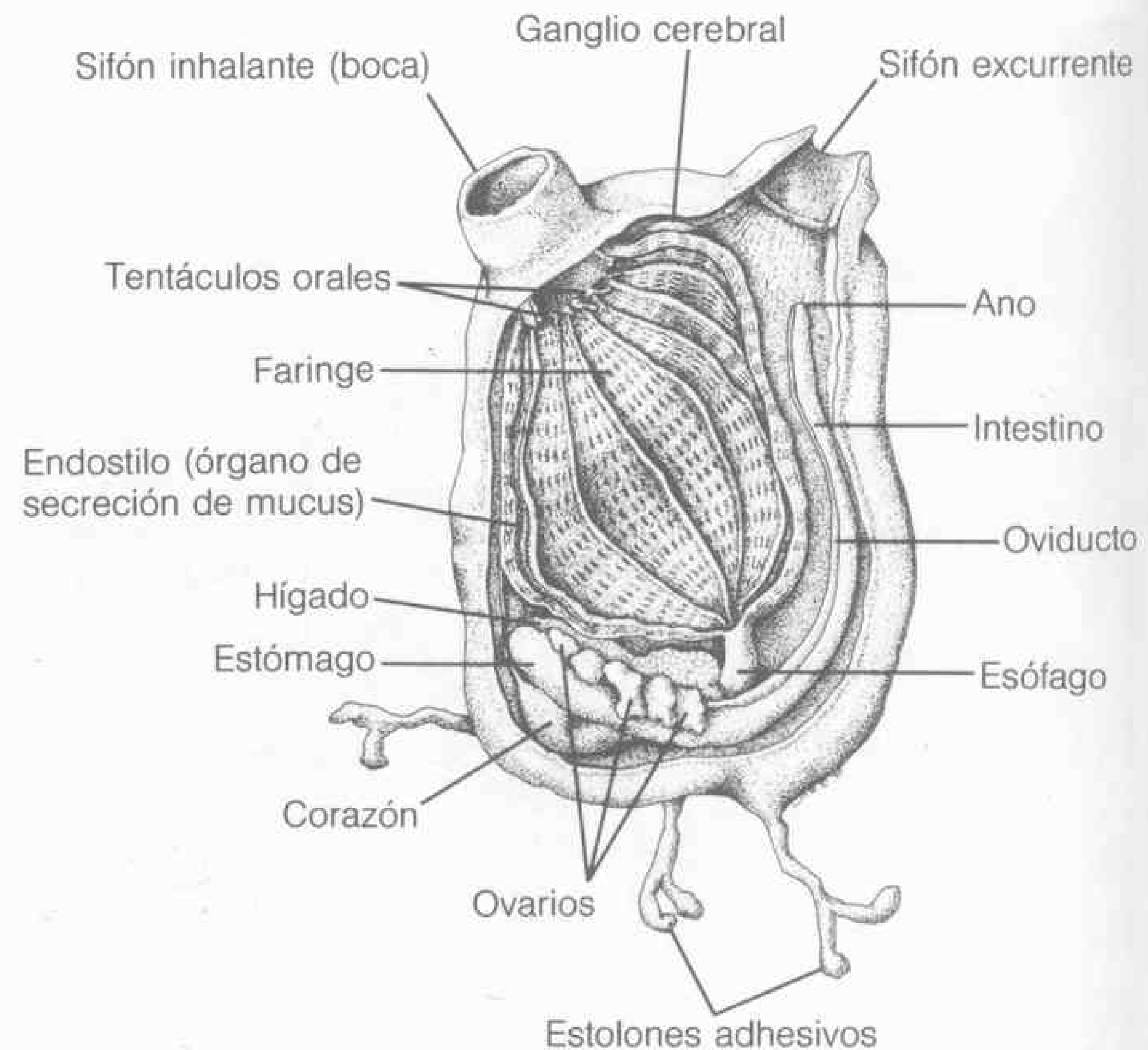
**B** Esquema del esqueleto de una salamandra. (Dibujo de L. Meszoly; información de R. Estes.)

**C** Esquema interno de una salamandra (Dibujo de L. Meszoly; información de R. Estes.)





**D** *Halocynthia pyriformis* es un tunicado perteneciente a la clase Ascidiáceos. Es amarillo o anaranjado con un matiz rojizo, y tiene una superficie muy áspera. Vive en aguas someras de la costa atlántica de Norteamérica, desde el estado de Maine hacia el norte. Barra de referencia = 1 cm (Cortesía de N. J. Berrill.)




**E** Sección transversal de un tunicado de la clase de las *Ascidias* no colonial. Aunque estos tunicados son hermafroditas, los testículos no se muestran en la ilustración. (Dibujo de L. M. Reeves.)

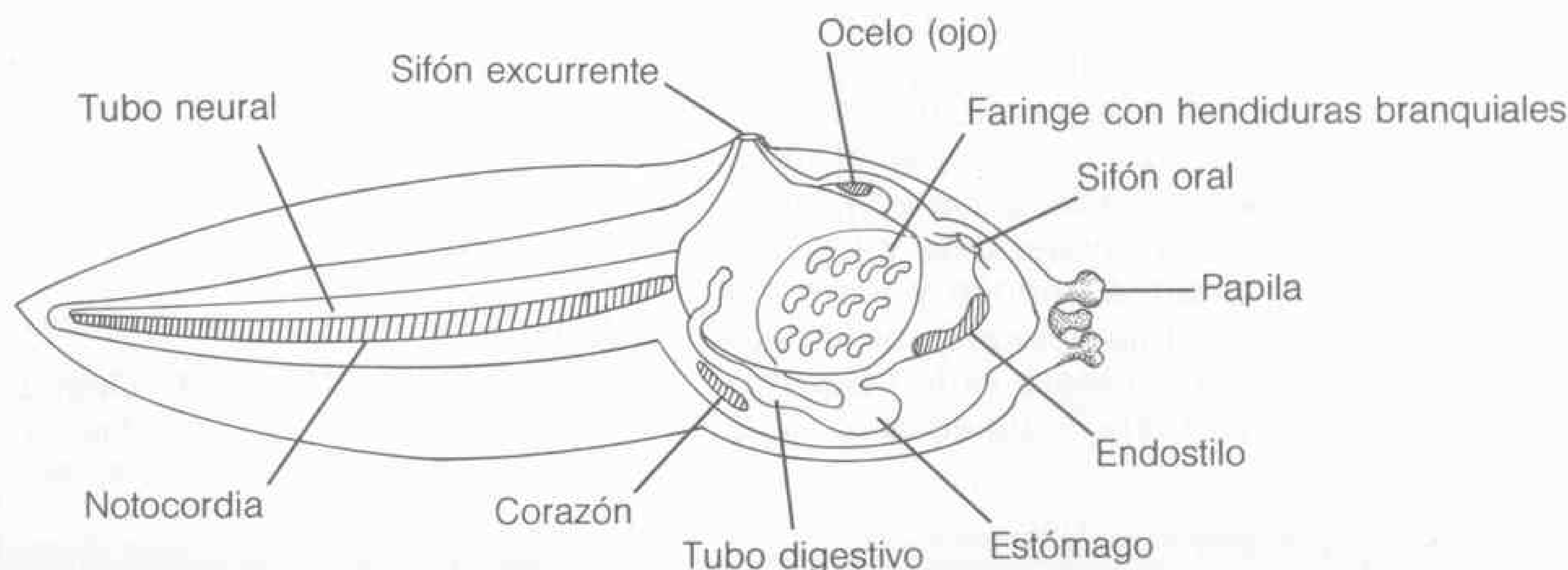
recio saco de celulosa en el que se encaja el animal. Hay tres clases de tunicados: clase Larvados, que de adultos son diminutos y con forma de renacuajo; la clase Ascidiáceos, que de adultos producen una túnica característica; y la clase Taliáceos, que incluye a las salpas y a los tunicados encadenados. Estos organismos tienen forma de tonel, y están dotados de unas bandas musculares similares a los aros que sujetan a las tablas de los barriles de madera. Un adulto asexual produce una cadena de centenares de gemas, que luego se convierten en adultos sexuales.

Los cefalocordados, o anfioxos, tienen una notocordia y un cordón dorsal que se extienden por todo su cuerpo y persisten en el estado adulto. Son pequeños cordados pisciformes, sin escamas, primitivos, que pertenecen a una única clase, la clase Leptocardios.

Todos los demás cordados son craniados: tienen un cerebro y un cráneo. Se reúnen en dos *subphyla:* Subphylum Agnatos, cuyos miembros carecen de mandíbulas y de pares de extremidades; y Subphylum Gnatostomados, cuyos miembros tienen una mandíbula y normalmente poseen también pares de extremidades. Los ostracodermos, antiguos peces recubiertos por una armadura, constituyen una clase totalmente extinguida de agnátidos. Los únicos agnatos vivos forman la clase Ciclóstomos, que incluye a peces sin escamas y con una boca redonda como una ventosa. Pertenecen al grupo las lampreas, las lampreas glutinosas y las anguilas.

Los gnatostomados, cordados mandibulados, pertenecen a la superclase Peces o a la superclase Tetrápodos (animales con cuatro patas). Hay dos clases de peces actuales y una extinguida, la clase Placodermos. Los tiburones y las rayas pertenecen a la

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| *Cynocephalus* | *Gavia* | *Meleagris* | *Ovis* | *Raja* | *Sus* |
| *Dendrohyrax* | *Geococcyx* | *Mesocricetus* | *Pan* | *Rangifer* | *Tinamus* |
| *Elephas* | *Gorilla* | *Mus* | *Pavo* | *Rhea* | *Trichechus* |
| *Equus* | *Halocynthia* | *Myotis* | *Petromyzon* | *Salamandra* | *Vulpes* |
| *Felis* | *Homo* | *Numida* | *Phascolarctus* | *Salpa* | *Xenopus* |
| *Fregata* | *Latimeria* | *Oikopleura* | *Phasianus* | *Sorex* | |
| *Fulica* | *Lepus* | *Opisthocomus* | *Phoca* | *Sphenodon* | |
| *Fundulus* | *Llama* | *Ornithorhynchus* | *Podiceps* | *Squalus* | |
| *Gadus* | *Manus* | *Orycteropus* | *Pongo* | *Sterna* | |
| *Gallus* | *Megaceryle* | *Oryctolagus* | *Puffinus* | *Struthio* | |




**F** Una larva tunicada. (Dibujo de L. M. Reeves.)

clase Condrictios, formada por peces marinos cuyas escamas, llamadas placoides, están compuestas cada una de ellas por una placa de dentina cubierta por esmalte (como los dientes). Los tiburones y organismos afines carecen de huesos, y en su lugar tienen un esqueleto formado por cartílago, un material más blando y flexible. Todos los demás peces pertenecen a la clase Osteictios, la clase de los peces con huesos. Sus escamas óseas reciben el nombre de cicloides o ctenoides según sea su borde liso o espinoso. En total, hay unas 25 000 especies de peces, casi todos de tipo oseo.

Los zoólogos reconocen cuatro clases de tetrápodos. Los organismos de la clase Anfibios carecen de escamas. Respiran a través de su húmeda piel, por medio de branquias, por pulmones o por el tejido que forma la boca. Ponen huevos en el agua, donde viven sus primeros tiempos. Se han descrito unas 2000 especies, entre ellas los sapos, las ranas y las salamandras.

Los organismos de la clase Reptiles tienen una piel seca recubierta de escamas. Se desarrollan a partir de un huevo, llamado huevo amniótico, que tiene membranas internas y está adaptado al medio terrestre. Se han descrito unas 5000 especies de esta clase, entre ellas las tortugas, los lagartos, las serpientes y los cocodrilos. Los famosos dinosaurios del Mesozoico pertenecieron a esta clase. Los reptiles actuales (pero quizá no algunos de los extinguidos) son poiquilotermos o de sangre fría (no pueden regular muy bien la temperatura de su sangre). Sus dientes son todos muy iguales. Los reptiles respiran por pulmones y están bien adaptados al medio terrestre.

La clase Aves contiene en la actualidad unas 9000 especies. Todas ellas ponen huevos adaptados a la vida en la Tierra, cubiertos por unas cáscaras de carbonato cálcico. Sus extremidades anteriores están modificadas para formar alas. Tienen una piel escamosa con plumas, y carecen de dientes. Son homeotermos, es decir, pueden regular internamente la temperatura de su sangre.

Hay unas 4500 especies actuales pertenecientes a la clase Mamíferos, clase en la cual nos incluimos los hombres. Los mamíferos son homeotermos. Algunas especies tienen una mayor capacidad de regulación térmica que las otras. Los mamíferos tienen un corazón con cuatro cámaras y una circulación doble y completa: la sangre oxigenada de las arterias no se mezcla con la sangre sin oxígeno de las venas. La piel de la mayoría de los mamíferos está cubierta por pelos en algún estadio de su ciclo vital. Los mamíferos alimentan a sus crías con leche, sustancia segregada por las glándulas mamarias de la madre. El huevo fertilizado se desarrolla en el interior de la hembra y en la mayoría de las especies hay un órgano especial, o placenta, que alimenta al embrión. Los mamíferos tienen dientes complejos y bien diferenciados.

Hay unos 20 órdenes de mamíferos repartidos en dos grandes subclases: la subclase Prototerios, que incluye a los mamíferos de Australia que ponen huevos, y la subclase Terios, que comprende a todos los demás mamíferos. El ornitorrinco y el equidna, ambos prototerios, tienen una cloaca (canal común donde desembocan los productos de la digestión, excreción y reproducción), un pico córneo u hocico sin verdaderos dientes, huesos de tipo reptil, ponen unos huevos con cáscara y regulan pobremente su temperatura. Los terios contienen dos infraclases: la de los Metaterios y la de los Euterios. Los metaterios son los marsu-

piales, que tienen una bolsa exterior donde se sitúan las crías durante las primeras fases de su desarrollo. También tienen una cloaca y un doble útero y vagina. Los euterios tienen una única vagina. Los descendientes de los euterios sufren un considerable desarrollo en el interior de la madre antes de su nacimiento y son alimentados mientras están dentro por un órgano especial llamado placenta. Algunos de los órdenes de esta clase son: orden Insectivoros (que comprende los erizos, musarañas y topillos), orden Primates (con los lemures, tarseros, monos y los seres humanos), orden Quirópteros (con los murciélagos), orden Roedores (con las ardillas, ratas y puercoespines), orden Carnívoros (con los perros, gatos y osos) y orden Pinnípedos (con las focas y leones de mar).

**G** *Cygnus olor,* el cisne de los parques, que en algunas ocasiones ha pasado a un tipo de vida silvestre.



# Bibliografía


## General

Barnes, R. D., *Zoología de los invertebrados,* Madrid, Importécnica, 1969.
Bayer, F. M. y H. B. Owre, *The free-livings lower invertebrates,* Nueva York, Macmillan, 1968.
Cloud, P. E., «Pre-metazoan evolution and the origins of the metazoa», en Drake, E. T. (ed.), *Evolution and environment,* New Haven (Connecticut), Yale University Press, 1968.
Grassé, P.-P., *La vida de los animales,* Barcelona, Planeta, 1978.
Grassé, P.-P., (ed.), *Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie,* Paris, Masson, 1948-
Hanson, E. D., *Origin and early evolution of animals,* Middletown (Connecticut), Wesleyan University Press, 1977.
Hyman, L. H., *The invertebrates,* 6 vols. 1: *Protozoa through Ctenophora,* 1940; 2: *Platyhelminthes and Rhynchocoela,* 1951; 3: *Acanthocephala, Aschelminthes and Entoprocta,* 1951; 4: *Echinodermata,* 1955; 5: *Smaller coelomate groups,* 1959; 6: *Mollusca,* 1., 1967; Nueva York, McGraw-Hill, 1940-1967.
Nichols, D., J. A. L. Cooke y D. Whitely, *Oxford book of invertebrates,* Nueva Yokr y Londres, Oxford University Press, 1971.
Pennak, R. W., *Collegiate dictionary of zoology,* Nueva York, Ronald Press, 1964.
Pennak, R. W., *Freshwater invertebrates of the United States,* 2.ª ed., Nueva York, Wiley-Interscience, 1978.
Storer, T. I., R. L. Usinger, R. C. Stebbins y J. W. Nybakker, *General zoology,* 6.ª ed., Nueva York, McGraw-Hill, 1979.

## A-1 Placozoos

Grell, K. G. y G. Benwitz, «Die Ultrastruktur von *Trichoplax adhaerens* F. E. Schulze», en *Cytobiologie,* 4 (1971), 216-240. (Extracto en inglés).
Miller, R. L., «Observations on *Trichoplax adhaerens* Schulze 1883», en *American Zoologist,* 11 (4) (1971), 513.
Miller, R. L., "*Trichoplax adhaerens* Schulze 1883: Return of an enigma", en *Biological Bulletin,* 141 (1971), 374.
Ruthmann, A., «Cell diferentiation, DNA content and chromosomes of *Trichoplax adhaerens*», en *Cytobiologie,* 15 (1977), 58-64.

## A-2 Poríferos

Bayer, F. M. y H. B. Owre, *The free-living lower invertebrates,* Nueva York, Macmillan, 1968.
De Laubenfels, M. W., *A guide to the sponges of eastern North American,* Coral Gables (Florida), University of Miami Press, 1953.
Newell, N. D., "The evolution of reefs", en *Scientific American,* 71(3) (1962), 62-70.
Rasmont, R., «Sponges and their world», en *Natural History,* 71 (3) (1962), 62-70.

## A-3 Cnidarios

Bayer, F. M. y H. B. Owre, *The free-living lower invertebrates,* Nueva York, Macmillan, 1968.
Jacobs, W., «Floaters of the sea», en *Natural History,* 71 (7) (1962), 22-27.
Kramp, P. L., *Synopsis of the medusae of the world. Marine Biological Association U. K.,* 40, 1-469, Nueva York, Cambridge University Press, 1961.
Lane, C. E., «The Portuguese man-of-war», en *Scientific American,* 202 (3) (1960), 158-168.
Muscatine, L. y H. M. Lenhoff (eds.), *Coelenterate biology,* Nueva York, Academic Press, 1974.
Rees, W. J. (ed.), *The Cnidaria and their evolution,* Nueva York, Academic Press, 1966.

## A-4 Cnetóforos

Bayer, F. M. y H. B. Owre, *The free-living lower invertebrates,* Nueva York, Macmillan, 1968.
Hardy, A., *Great waters,* Nueva York, Harper & Row, 1967.
Russell-Hunter, W. D., *A biology of lower invertebrates,* Nueva York, Macmillan, 1968.

## A-5 Mesozoos

Kozloff, E. N., «Morphology of the orthonectid *Rhopalura ophiocomae*», en *Journal of Pharasitology,* 55 (1969), 171-195.
Lapan, E. A. y H. Morowitz, «The Mosozoa», en *Scientific American,* 227(6) (1972), 94-101.
McConnaughey, B. H., «The Mesozoa», en Florkin, M. y B. T. Scheer (eds.), *Chemical zoology II,* Nueva York, Academic Press, 1968, pp. 557-570.
Noble, E. R. y G. A. Noble, *Parasitology,* 4.ª ed., Filadelfia, Lea and Febiger, 1976.

## A-6 Platelmintos

Croll, N. A., *The ecology of parasites,* Cambridge (Massachusetts), Harvard University Press, 1966.
Dawes, B., *The Trematoda,* Crambridge (Gran Bretaña), Cambridge University Press, 1946.
Erasmus, D. A., *The biology of trematodes,* Nueva York, Crane Russak, 1972; Londres, Arnold, 1974.
Smyth, J. D., *The physiology of cestodes,* San Francisco, W. H. Freeman, 1969.

Smyth, J. D., *The physiology of trematodes,* San Francisco, W. H. Freeman, 1969.
Voge, M., «Observations on the habitats of Platyhelmintes, primarily Turbellaria», en Dougherty, E. C. (ed.), *The lower metazoa: Comparative biology and phylogeny,* Berkeley, University of California Press, 1963, pp. 455-470.

## A-7 Nemertinos

Bayer, F. M. y H. B. Owre, *The free-living lower invertebrates,* Nueva York, Macmillan, 1968.
Gibson, R., *Nemerteans,* Londres, Hutchinson University Library, 1972.
Kozloff, E. N., *Seashore life of Puget Sound, the Strait of Georgia and San Juan Archepelago,* Seattle, University of Washington Press, 1973.
Roe, P., «The nutrition of *Paranemertes peregrina* (Rhynchocoela: Hoplonemertea). I: Studies on food and feeding behavior», en *Biological Bulletin,* 139 (1970), 80-91.

## A-8 Gnatostomúlidos

Durden, C., J. Rodgers, E. Yochelson y R. Riedl, «Gnathostomulida: Is there a fossil record?», en *Science,* 164 (1969), 855-856.
Fenchel, T. M. y R. J. Riedl, «The sulfide system: A new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms", en *Marine Biology: International Journal on Life in Oceans,* 7 (1969), 255-268.
Rield, R. J., «Gnathostomulida from America,» en *Science,* 163 (1969), 445-452.
Sterrer, W., «Systematics and evolution within the Gnathostomulida», en *Systematic Zoology,* 21 (1972), 151-173.

## A-9 Gastrotricos

Brunson, R. B., «Aspects of the natural history and ecology of the gastrotrichs», en Dourherty, E. C. (ed.), *The lower metazoa: Comparative biology and phylogeny,* Berkeley, University of California Press, 1963, pp. 473-478.
Brunson, R. B., «Gastrotricha», en Edmondson, W. T., H. B. Ward y G. C. Whipple (eds.), *Freshwaters biology,* 2.ª ed., Nueva York, Wiley, 1959, pp. 406-419.
D'Hont, J.-L., «Gastrotricha», en *Oceanography and marine Biology, an Annual review,* 9 (1971), 141-192.
Gosner, K. L., *Guide to identification of marine and estuarine invertebrates,* Nueva York, Wiley-Interscience, 1974.

## A-10 Rotíferos

Eddy, S. y A. C. Hodson, *Taxonomic keys to the common animals of the north central states,* Minneapolis, Burgess, 1961.
Edmondson, W. T., «Rotifera», en Edmondson, W. T., H. B. Ward y G. C. Whipple (eds.), *Freshwater biology,* 2.ª ed., Nueva York Wiley, 1959.
Inglis, W. G., "Aschelminthes", en *Encyclopaedia Britannica,* (15.ª ed.), Chicago, Encyclopaedia Britannica, 1974.
Pennak, R. W., «Ecological affinities and origins of free-living acoelomate freshwater invertebrates», en Dougherty, E. C. (ed.), *The lower metazoa: Comparative biology and phylogeny,* Berkeley, University of California Press, 1963, pp. 435-451.
Pennak, R. W., *Freshwater invertebrates of the United States,* 2.ª ed., Nueva York, Wiley-Interscience, 1978.

## A-11 Quinorrincos

Barnes, R. D., *Zoología de los invertebrados,* Madrid, Importécnica, 1968.
Dougherty, E. C. (ed.), *The lower metazoa: Comparative biology and phylogeny,* Berkeley, University of California Press, 1963.
Gosner, K. L., *Guide to identification of marine and estuarine invertebrates,* Nueva York, Wiley-Interscience, 1974.
Russell-Hunter, W. D., *A biology of lower invertebrates,* Nueva York, Macmillan, 1968.

## A-12 Acantocéfalos

Baer, J. G., *Animal parasites,* Londres, World University Library, 1971; Nueva York, McGraw-Hill, 1971.
Cropmton, D. W. T., *An ecological approach to Acanthocephalan physiology* (Cambridge Monograph in Experimental Biology 17), Cambridge, (Gran Bretaña), Cambridge University Press, 1970.
Nicholas, W. L. «The biology of Acanthocephala», en Dawes, B. (ed.), *Advances in parasitology 5,* Nueva York, Academic Press, 1967, pp. 205-206.
Noble, E. R. y G. A. Noble, *Parasitology,* 4.ª ed., Filadelfia, Lea and Febiger, 1976.
Olsen, W. O., *Animal parasites,* 3.ª ed., Baltimore (Maryland), University Park Press, 1974.

## A-13 Endoproctos

Barnes, R. D., *Invertebrate zoology,* 3.ª ed., Filadelfia, W. B. Saunders, 1974.

Gosner, K. L., *Guide to identification of marine and estuarine,* Nueva York, Wiley-Interscience, 1974.
Nielsen, C., «Phylogenetic considerations: The protostomian relationships», en Woollacott, R. M. y R. L. Zimmer (eds.), *Biology of bryozoans,* Nueva York, Academic Press, 1977.

### A-14 Nematodos

Croll, N. A. y B. E. Matthews, *Biology of nematodes,* Nueva York, Wiley, 1977.
Goodley, J. B., *Soil and freshwater nematodes,* Nueva York, Weley, 1963.
Lee, D. L. y H. J. Atkinson, *The physiology of the nematodes,* 2.ª ed., Nueva York, Columbia University Press, 1977.
Yamaguti, S., *Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates,* 2 vols., Tokio, Keigaku, 1971.

### A-15 Nematomorfos

Cheng, T. C., *The Biology of animal parasites,* Filadelfia, W. B. Saunders, 1964.
Chitwood, B. G., «Gordiida», en Edmondson, W. T., H. B. Ward y G. C. Whipple (eds.), *Freshwater biology,* 2.ª ed., Nueva York, Wiley, 1959, pp. 402-405.
Croll, N. A., *Ecology of parasites,* Cambridge (Massachusetts), Harvard University Press, 1966.
Noble, E. R. y G. A. Noble, *Parasitology,* 4.ª ed., Filadelfia, Lea and Febiger, 1976.

### A-16 Ectoproctos

Boardman, R. S., A. H. Cheetham y W. A. Oliver, Jr. (eds.), *Animal colonies: Development and function through time,* Stroudsburg (Pensilvania). Dowden, Hutchinson & Ross, 1973.
Larwood, G. P., *Living and fossil Bryozoa,* Nueva York, Academic Press, 1973.
Pennak, R. W., *Freshwater invertebrates of the United States,* 2.ª ed., Nueva York, Wiley-Interscience, 1978.
Ryland, J. S., *Bryozoans,* Londres, Hutchinsons University Library, 1970.
Woollacott, R. M. y R. L. Zimmer (eds.), *Biology of bryozoans,* Nueva York, Academic Press, 1977.

### A-17 Forónidos

Gosner, K. L., *Guide to identification of marine and estuarine invertebrates,* Nueva York, Wiley-Interscience, 1974.
Kozloff, E. N., *Seashore life of Puget Sound, the Strait of Georgia and the San Juan Archipelago,* Seattle, University of Washington Press, 1973.
MacGinitie, G. E. y N. MacGinitie, *Natural history of marine animals,* 2.ª ed., Nueva York, McGraw-Hill, 1968.

### A-18 Braquiópodos

Jørgensen, C. B., *The biology of suspension feeding,* Nueva York, Pergamon Press, 1966.
Rudwick, J. S., *Living and fossil brachiopds,* Londres, Hutchinson University Library, 1970.
Russell-Hunter, W. D., *Biology of higher invertebrates,* Nueva York, Macmillan, 1969.
Williams, A., «The calcareous shell of the Brachiopoda and its importance to ther classification», en *Biological Reviews* (Cambridge Philosophical Society), 31 (1956), 243-287.
Williams, A., *et al.,* Brachiopoda, pte. H (2 vols.), en Moore, R. C. (ed.), *Teatose on invertebrate paleontology,* Boulder (Colorado), Geological Society of America, 1965; Lawrence, University of Kansas Press, 1965.

### A-19 Moluscos

Abbott, R. T., *American seashell: The marine Mollusca of the Atlantic and Pacific coast of North America,* 2.ª ed., Nueva York, Van Nostrand Reinhold, 1974.
Lane, F. W., *Kingdom of octopus,* Londres, Jarrolds, 1960; Nueva York, Sheridan House, 1960.
Morris, P. A., *A field guide to shell of the Atlantic and Gulf coasts and the West Indies,* 3.ª ed., Boston, Houghton Mifflin, 1973.
Morton, J. E., *Molluscs,* 4.ª ed., Londres, Hutchinson University Library, 1967.
Solem, A., *The shell makers,* Nueva York, Weley-Interscience, 1974.
Yonge, C. M., *Oysters,* 2.ª ed., Londres, Collins, 1966.

### A-20 Priapúlidos

Hammond, R. A., «The bureowing of *Priapulis caudatus*», en *Journal of Zoology,* 162 (1970), 469-480.
Por, F. D., y H. J., Bromley, «Morphology and anatomy of *Maccabeus tentaculatus*», en *Journal of Zoology,* 173 (1974), 173-197.
Shapeero, W.., «Phylogeny of Priapulida», en *Science,* 133 (3456), 1961), 879-880.

## A-21 Sipuncúlidos

Clark, R. B., "Systematics and phylogeny: Annelida, Echiura. Sipuncula", en Florkin, M. y B. T. Scheer (eds.), *Chemical Zoology,* Nueva York, Academic Press, 1969, pp. 1-62.
MacGinitie, G. E. y N. MacGinitie, *Natural history of marine animals,* 2.ª ed., Nueva York, McGraw-Hill, 1968.
Rice, M. E., «Asexual reproduction in a sipunculan worm», en *Science,* 167 (1970), 1618-1620.
Stephen, A. C. y S. J. Edmonds, *The phyla Sipuncula and Echiura,* Londres, British Museum (Natural History), 1972.

## A-22 Equiúridos

Kohn, A. y M. Rice, «Biology of Spincula and Echiura», en *BioScience,* 21 (1971), 583-584,.
Risk, M. J. «Silurian echiuroids: Possible feeding traces in the Thorold Sandstone», en *Science,* 180 (1973), 1285-1287.
Stephen, A. C. y S. J. Edmonds, *The phyla Sipuncula and Echiura,* Londres, British Museum (Natural History), 1972.
MacGinitie, G. E. y N. MacGinitie, *Natural history of marine animals,* 2.ª ed., Nueva York, McGraw-Hill, 1968.

## A-23 Anélidos

Dales, R. P., *Annelids,* 2.ª ed., Londres, Hutchinson University Library, 1967.
Edwards, C. A. y J. R. Lofty, *Biology of earthworms,* 2.ª ed., Londres, Chapman & Hall, 1972; Nueva York, Halsted Press, 1972.
Laverack, M. S., *The physiology of earthworms,* Nueva York, Macmillan, 1963.
Wells, G. P., «Worm autobiographies», *Scientific American,* 200 (6) (1959), 132-142.

## A-24 Tardígrados.

Crowe, J. H. y A. F. Cooper, Jr., «Crytobiosis», *Scientific American,* 225 (12) (1971), 30-36.
Gosner, K. L., *Guide to identification of marine and estuarine invertebrates,* Nueva York, Wiley, 1974.
Marcus, E., «Tardigrada», en Edmondson, W. T., H. B. Ward y G. C. Whipple, (eds.), *Freshwater biology,* 2.ª ed., Nueva York, Wiley, 1959.
Pennak, R. W., «Ecology of the microscopic Metazoa inhabiting the sandy beaches of some Wisconsin lakes», en *Ecological Monograph,* 10 (1940), 537-615.
Pennak, R. W., *Freshwater invertebrates of the United States,* 2.ª ed., Nueva York, Wiley-Interscience, 1978.

## A-25 Pentastómidos

Nichols, D., J. Cooke y D. Whiteley, *Oxford book of invertebrates,* Nueva York, Oxford University Press, 1971.
Noble, E. R. y G. A. Noble, *Parasitology,* 4.ª ed., Filadelfia, Lea and Febiger, 1976.
Self, J. T., «Biological relationships of the Pentastomida», en *Experimental Parasitology,* 24 (1969), 63-119.

## A-26 Onicóforos

Ross, H. H., *Introducción a la entomología general y aplicada,* Barcelona, Omega, 1968.
Snodgrass, R. E., «Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda», en *Smithsonian Miscellaneous Collection,* 97 (6) (1938), 1-159.
Snodgrass, R. E., *A textbook of arthropod anatomy,* Ithaca (Nueva York), Cornell University Press, 1952.

## A-27 Artrópodos

Borrov, D. J. y R. E. White, *A field guide to the insects,* Boston, Houghton Mifflin, 1970.
Dillon, E. S., y L. S. Dillon, *A manual of common Beetles of eastern North America,* 2 vols., Nueva York, Dover, 1972.
Kaston, B. J., *How to know the spiders,* 3.ª ed., Dubuque (Iowa), Wn. C. Brown, 1978.
Pennak, R. W., *Freshwater invertebrates of the United States,* 2.ª ed., Nueva York, Wiley-Interscience, 1978.
Zim, H. S. y C. A. Cottam, *Insects: A guide to familiar American species,* Nueva York, Golden Press, 1956.

## A-28 Pogonóforos

Ivanov, A. V., *Pogonophora,* Nueva York, Consultants Bureau, 1963.
Nørrevang, A. (ed.), *The phylogeny and syspematic position of Pogonophora* (edición especial de *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*), Hamburgo y Berlín, Paul Parey, 1975.
SooutHward, E. C., *Pogonophora of the northwest Atlantic: Nova Scotia to Florida,* Smithsonian Contributions to Zoology, 88 (1971), 1-29.

## A-29 Equinodermos

Boolootian, R. A. (ed.), *Physiology of Echinodermata,* Nueva York, Wiley, 1966.

MacGinitie, G. E. y N. MacGinitie, *Natural history of marine animals,* 2.ª ed., Nueva York, McGraw-Hill, 1968.
Millot, N. (ed.), *Echinoderm biology* (Zoological Society of London Symposium 20), Nueva York, Academic Press, 1967.
Nichols, D., *Echinoderms,* 4.ª ed., Londres, Hutchinson University Library, 1969.
Nichols, D., *The uniqueness of echinoderms* (Oxford/Caroline Biology Reader), Nueva York y Londres, Oxford University Press, 1975.

### A-30 Quetognatos

Alvariño, A., «Chaetognaths», en Barnes, H. (ed.), *Oceanography and Marine Biology, Annual Review* 3, Londres, George Allen and Unwid, 1965.
Eakin, R, M. y J. A. Westfall, «Fine structure of the eye of a chaetognath», en *Journal of Cell Biology,* 21 (1964), 115-132.
Ghirardelli, E., «Some aspects of the biology of the chaetognaths», en *Advances in Marine Biology,* 6 (1968), 271-375.
Grand, G. C., «Investigations of inner continental shelf waters off lower Chesapeake Bay. Part IV: descriptions of the Chaetognatha and a key to their identification», en *Science,* 4 (1963), 107-119.

### A-31 Hemicordados

Barnes, R. D., *Zoología de los invertebrados,* Madrid, Importécnica, 1960.
Barrington, E. J. W., *The Biology of Hemichordata and Protochordata,* San Francisco, W. H. Freeman, 1965.
Berrill, N. J., *The origin of vertebrates,* Nueva York, Oxford University Press, 1955.

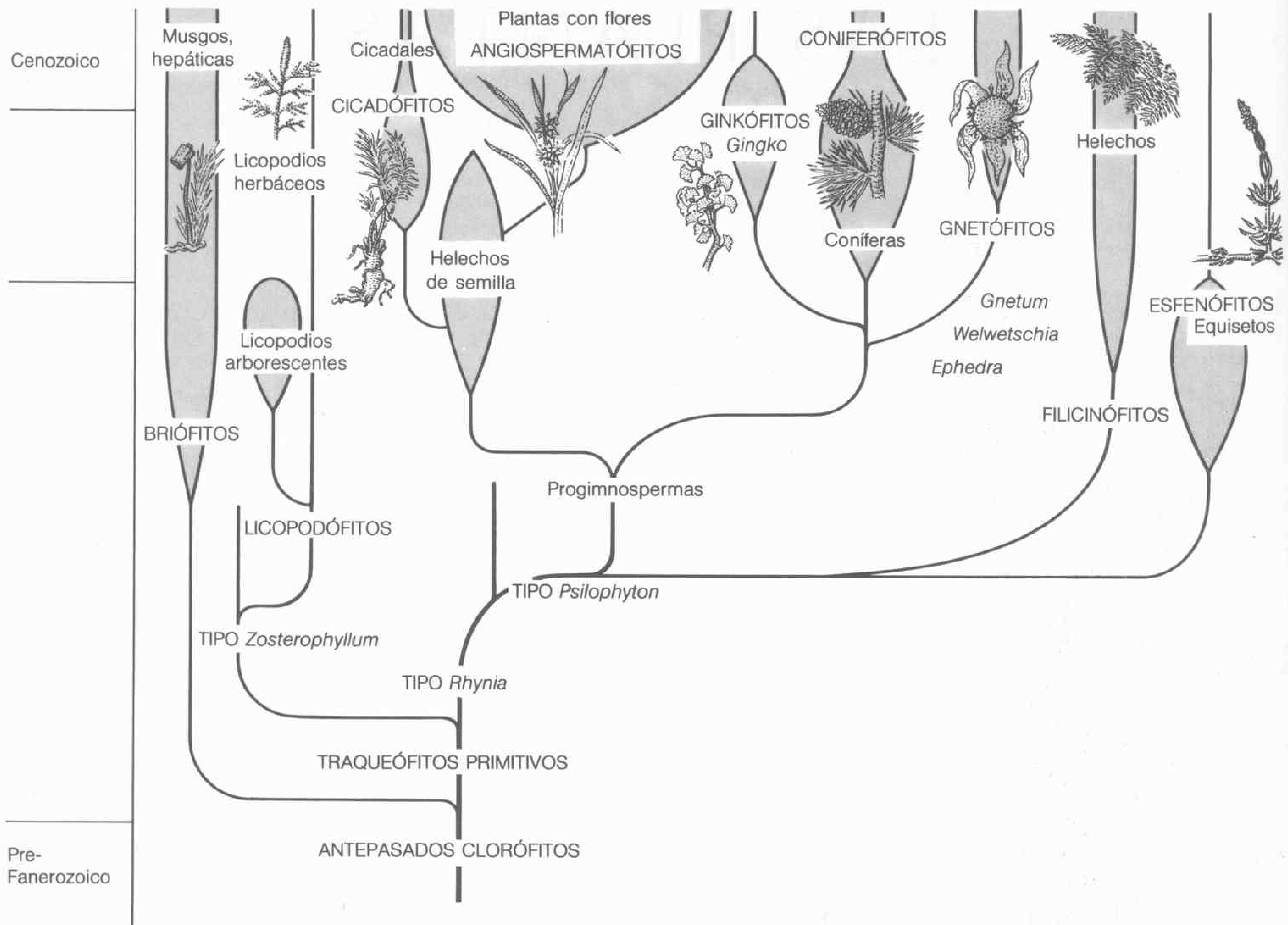
### A-32 Cordados

Barrington, E. J. W., *The Biology of Hemichordata and Protochordata,* San Francisco, W. H. Freeman, 1965.
Berrill, N. J., *The origin of vertebrates,* Nueva York, Oxford University Press, 1955.
Romer, A. S., *The vertebrate body,* 5.ª ed., Filadelfia, W. B. Saunders, 1977.
Romer, A. S., *The vertebrate story,* Chicago, University of Chicago Press, 1971.
Young, J. Z., *La vida de los vertebrados,* Barcelona, Omega, 1971.

CAPÍTULO

# 5

# LAS PLANTAS



Cenozoico
Pre-
Fanerozoico
Musgos,
hepáticas
Licopodios
herbáceos
Cicadales
CICADÓFITOS
Plantas con flores
ANGIOSPERMATÓFITOS
CONIFERÓFITOS
GINKÓFITOS
Gingko
Coníferas
GNETÓFITOS
Gnetum
Welwetschia
Ephedra
Helechos
ESFENÓFITOS
Equisetos
FILICINÓFITOS
Helechos
de semilla
Licopodios
arborescentes
BRIÓFITOS
Progimnospermas
LICOPODÓFITOS
TIPO Psilophyton
TIPO Zosterophyllum
TIPO Rhynia
TRAQUEÓFITOS PRIMITIVOS
ANTEPASADOS CLORÓFITOS

# LAS PLANTAS

Del latín *planta*, planta.

LOS miembros del reino de las plantas son organismos multicelulares eucariotas y de reproducción sexual. Sus células contienen plástidos verdes (cloroplastos) con pigmentos como las clorofilas *a* y *b*, xantofilas y otros pigmentos carotenoides amarillos o anaranjados. Constituyen, en la actualidad, el mecanismo más importante de transformación de la energía solar en alimentos, fibras, carbón, petróleo y otros materiales de utilidad. La fotosíntesis de las plantas sostiene la vida en la biosfera no sólo por su actividad transformadora de energía solar en alimento, sino también por su producción de oxígeno.

Las plantas están adaptadas a la vida en el medio terrestre, aunque muchas de ellas pasan una parte importante de su ciclo vital en el agua. Se conocen cerca de medio millón de especies, y se cree que aún quedan muchas plantas por descubrir, especialmente en los trópicos. Además, como muchas son exteriormente muy parecidas, pero químicamente diferentes, es muy probable que este número sea una subestima de la cantidad real. La gran mayoría de plantas vivas en la actualidad pertenecen al *phylum* Angiospermatófitos o plantas con flores (Phylum Pl-9).

Dentro del reino de las plantas hay dos grupos básicos: los briófitos o plantas no vasculares, y los traqueófitos o plantas vasculares. Este último grupo se distingue por tener unos tejidos conductores llamados el xilema y el floema. El xilema transporta agua y iones desde las raíces hacia el resto de la planta, y el floema transporta los productos de la fotosíntesis (azúcar y otras sustancias), desde las hojas hacia toda la planta. Aunque de consistencia rígida, estos tubos son metabólicamente muy activos y no se encuentran en los briófitos.

A diferencia de lo que ocurre con los hongos y los animales, la mayor parte de especialistas está de acuerdo sobre el origen de las plantas: las plantas verdes descienden de las algas verdes (Clorófitos, Phylum Pr-15). Esta hipótesis se basa en algunas propiedades como la existencia de una pigmentación similar (con cloroplastos que contienen clorofilas *a* y *b*), la existencia de espermatozoides undulipodiados (con dos undulipodios) y de conexiones intercelulares llamadas plasmodesmos. Asimismo, algunos clorófitos (como *Klebsormidium*) tienen paredes celulósicas y un modo de división celular idéntico al de las plantas. En ambos casos se forma una estructura separadora llamada placa celular o fragmoplasto que se dispone perpendicularmente al huso mitótico.

Las plantas terrestres aparecieron en el Devónico, bajo la forma de organismos sin raíces, hojas ni tallos, pero erguidos y con un aspecto similar al de las algas marinas. Las plantas más antiguas de las que se dispone de un buen

registro fósil son dos géneros extinguidos de traqueófitos: *Zosterophyllum* y *Rhynia*. Se cree que los briófitos se desarrollaron antes de la aparición y estabilización del tejido vascular (es decir, antes de la aparición de los traqueófitos) aunque no hay un registro briófito tan antiguo.

De las plantas de tipo *Zosterophyllum* derivaron los licopodófitos (Phylum Pl-2), grupo que se extendió ampliamente a finales de la era Paleozoica pero que actualmente se reduce a unos pocos géneros herbáceos de pequeño tamaño. Todas las demás plantas terrestres derivaron de las plantas de tipo *Rhynia*. Muchos grupos, por ejemplo las cicadofilicales actualmente extintas, y los equisetos (Esfenófitos, Phylum Pl-3) eran mucho más amplios e importantes en el pasado que en la actualidad.

Aunque las plantas con flores (Angiospermatófitos, Phylum Pl-9) constituye un grupo enorme, son relativamente jóvenes, habiendo aparecido en escena hace unos 100 millones de años. Aparentemente descienden de las cicadofilicales. No se conocen los pasos concretos que condujeron al origen de las semillas y de los frutos, pero esta innovación evolutiva modificó el mundo vivo, produciendo un ambiente adecuado para la supervivencia del hombre y de los demás mamíferos.

Si parece que haya muchos menos grupos de plantas que de animales, ello se debe, en parte, a que los taxones de las plantas se han definido más por criterios morfológicos que por criterios químicos. Las diferencias entre muchas plantas son invisibles (producen varios compuestos químicos diferentes, llamados metabolitos secundarios). Estos compuestos no son directamente indispensables para la supervivencia y la reproducción de las plantas, pero tienen un papel importante en su defensa frente a los hongos, animales y otros vegetales. Entre ellos se encuentran sustancias repelentes, toxinas, compuestos psicoactivos (como los alcaloides de la marihuana) y venenos (como el cianuro). Algunas plantas exudan compuestos hacia el suelo para evitar el crecimiento de otras especies a su alrededor. Estos venenos y otros metabolitos secundarios, incluso compuestos gaseosos, tienen importancia cuando se ha de determinar la distribución, tasa de crecimiento y abundancia de plantas en las comunidades naturales. Se conocen miles de metabolitos secundarios, muchos de los cuales constituyen el material de base en la manufactura de medicinas y drogas.

Las plantas se distinguen de los organismos pertenecientes a los otros reinos eucariotas por sus ciclos vitales. Se desarrollan a partir de embriones, unos organismos multicelulares diploides sostenidos por tejido estéril (sin ulterior

desarrollo). A diferencia de los animales, cuya gran mayoría de células son diploides, y de los hongos, que son principalmente haploides o dicarióticos, las plantas alternan generaciones haploides y diploides según una ordenación concreta. La planta haploide recibe el nombre de gametófito, y la planta diploide el de esporófito. En los briófitos, la fase dominante es el gametófito, que produce una planta verde y conspicua mientras que el esporófito es pequeño, de color pardo y de aspecto diferente. En los traqueófitos, por el contrario, el esporófito es verde, grande y más conspicuo que el gametófito. La generación esporófita domina el ciclo vital de los *phyla* desarrollados más recientemente; en las plantas con flores, el gametófito se halla tan reducido que, en lugar de constituir una planta separada, forma un pequeño grupo de células enteramente dependientes del esporófito.

# Pl-1 Briófitos

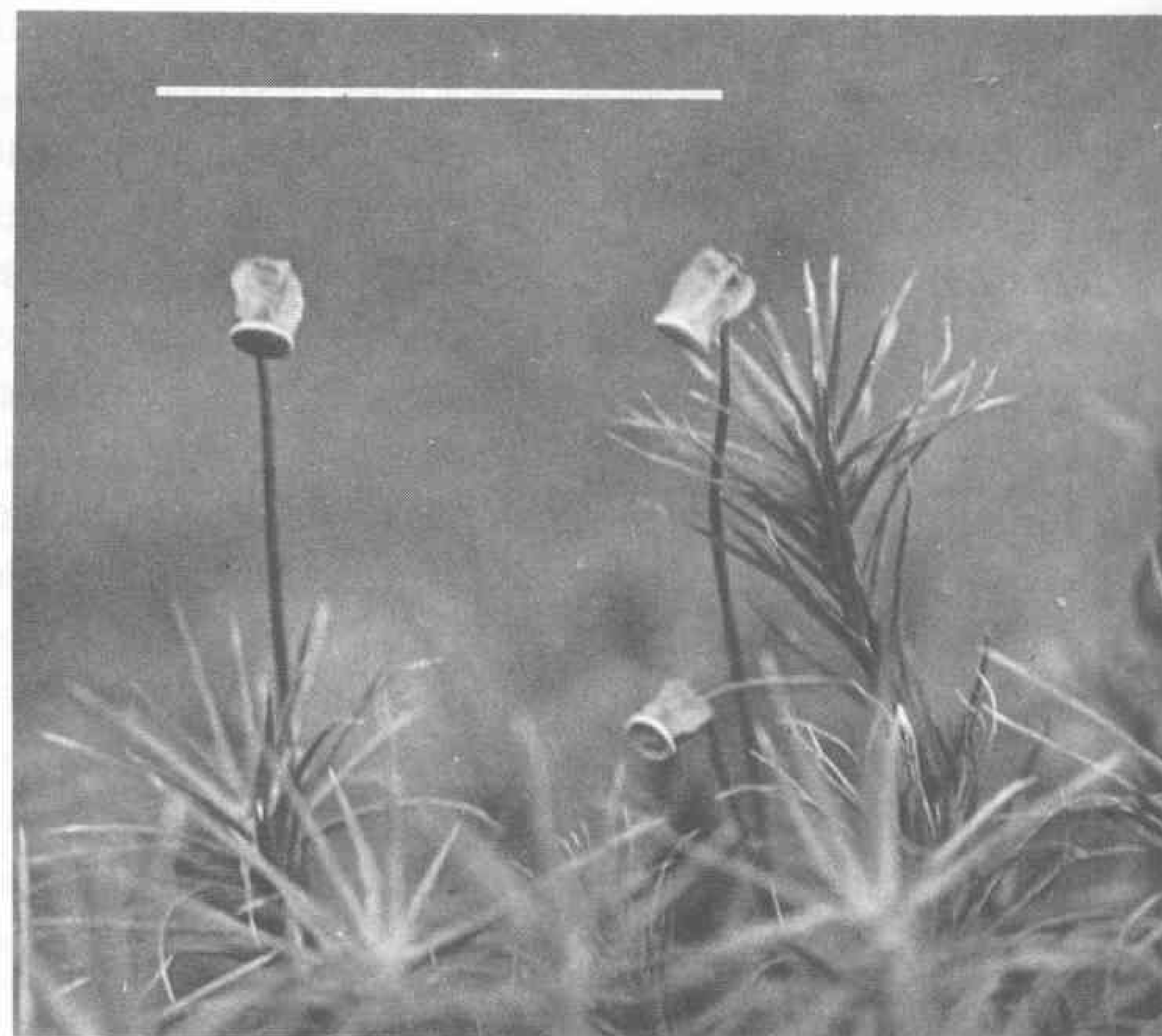
Del griego *bryon,* musgo; *phyton,* planta.

*Andreaea*
*Anthoceros*
*Bryum*
*Buxbaumia*
*Calypogeia*
*Carrpos*
*Conocephalum*
*Fossombronia*
*Frullania*
*Funaria*
*Geothallus*
*Haplomitrium*
*Hymenophytum*
*Hypnum*
*Lejeunea*
*Lepidozia*
*Mannia*
*Marchantia*
*Marsupella*
*Monoclea*
*Neohodgsonia*
*Pellia*
*Phaeoceros*
*Physcomitrium*
*Plectocolea*
*Polytrichum*
*Riccardia*
*Riccia*
*Ricciocarpus*
*Riella*
*Scapania*
*Sphaerocarpos*
*Sphagnum*
*Takakia*
*Targionia*
*Tetraphis*
*Tortula*

Los briófitos son, principalmente, unas plantas poco notables que crecen en hábitats húmedos. No están totalmente adaptados a la vida terrestre puesto que sus espermatozoides han de nadar para alcanzar los óvulos. Asimismo, debido a que los briófitos carecen de tejidos conductores floemáticos y xilemáticos, dependen del agua ambiental para el transporte de los nutrientes que necesitan durante los períodos de crecimiento. No obstante, la mayoría sobrevive bien tras períodos de desecación. Algunos briófitos tienen tejidos conductores de agua y nutrientes, pero son invariablemente mucho menos desarrollados que el xilema y el floema de los traqueófitos. Los espermatozoides de los briófitos tienen dos undulipodios dirigidos hacia adelante, dispuestos precisamente de modo muy similar al de los gametos y de las células vegetativas de la mayoría de algas clorófitas. Asimismo, los pigmentos y los cloroplastos de los briófitos son parecidos a los de los clorófitos; contienen clorofilas *a* y *b* y carotenoides como el ß-caroteno, y almacenan almidón como sustancia de reserva. Hay unas 24 000 especies vivas.

A diferencia de las plantas traqueófitas, en los briófitos la generación más conspicua y más familiar para nosotros es el gametófito u organismo haploide, en tanto que el esporófito se desarrolla sobre el gametófito, dependiendo de él para su subsistencia. En todos los briófitos hay una diferenciación histológica: el gametófito contiene varios gametangios multicelulares (tanto arquegonios, que producen óvulos, como anteridios, productores de espermatozoides). Estos gametangios se hallan rodeados por varias capas de tejido estéril. Los briófitos se distinguen entre sí por características como el grado de dependencia de la generación diploide sobre la haploide, la presencia y forma de los gametangios, etc.

Hay tres clases de briófitos: la clase Hepáticas, la clase Antocerotas y la clase Musgos. Los gametófitos de la clase Hepaticae surgen de esporas haploides y son foliosos y laminares, con unos largos rizoides unicelulares. El nombre de la clase proviene del aspecto de su talo (la parte laminar de estas pequeñas plantas) que recuerda al hígado de los animales. Como en todos los miembros del *phylum,* el óvulo producido por división mitótica en el arquegonio es fertilizado por los espermatozoides. Del zigoto resultante surge un esporófito pedunculado. Los esporófitos de las hepáticas tienen una estructura bastante sencilla, careciendo de estomas (poros a través de los cuales se realiza el intercambio de gases con la atmósfera en las hojas de la mayoría de las plantas). La divisón meiótica, por la que se producen las esporas haploides, se realiza en el extremo del esporófito. Cuando las esporas maduran caen al suelo y germinan, formando un protonema filamentoso, del que crecerá el gametófito erguido. Sobre este gametófito folioso, al que conocemos como hepática, se diferenciarán los gametangios, con lo que se inicia un nuevo ciclo. Una característica de los briófitos es el dominio de la fase haploide en el ciclo vital. Hay unas 9000 especies de hepáticas, que se encuentran principalmente en las regiones tropicales.

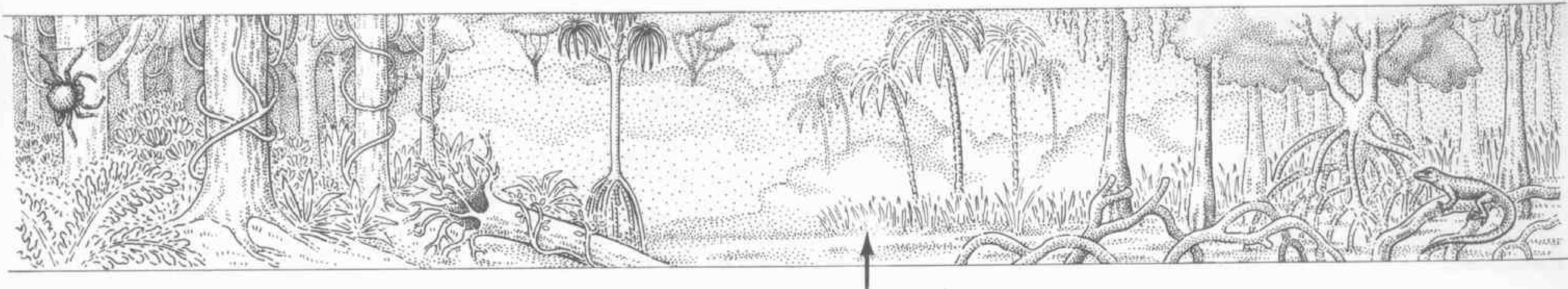


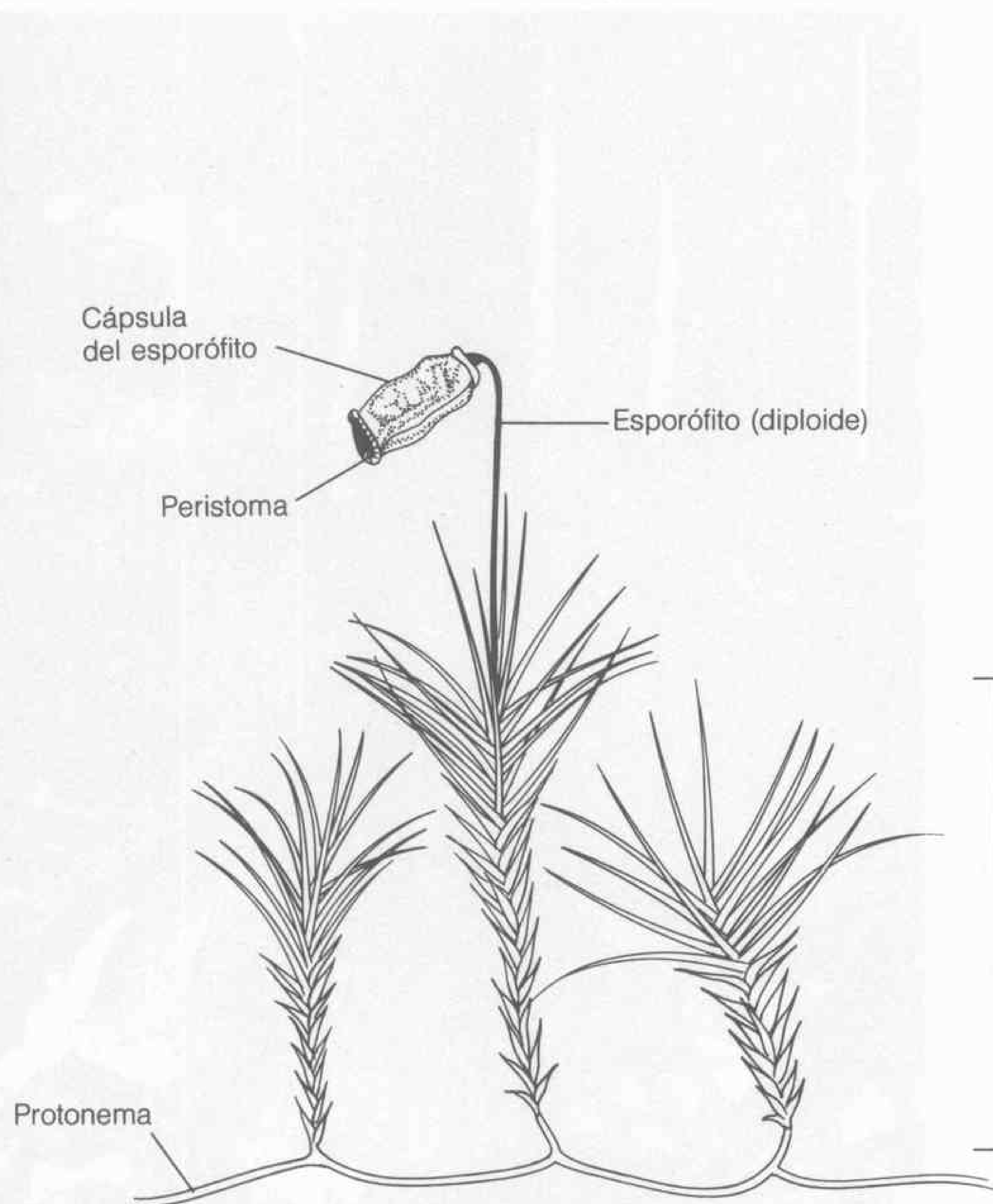


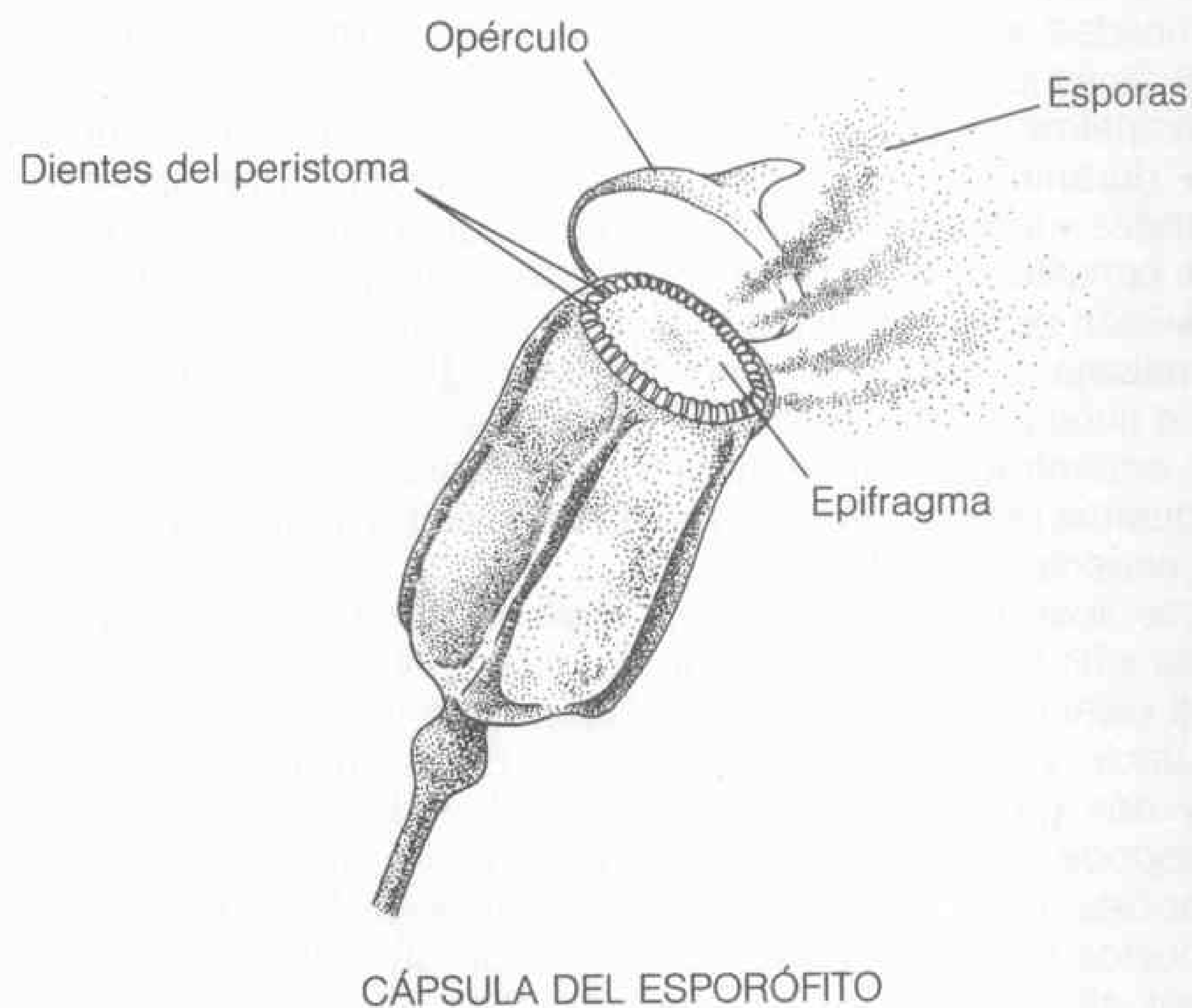
*Polytrichum juniperinum,* un musgo que forma una alfombra cobertora en los bosques mixtos de coníferas y caducifolios en Nueva Inglaterra. Barra de referencia = 3 cm. (Fotografía por cortesía de J. G. Schaadt; dibujos de L. Meszoly.)

La clase Antocerotas contiene 100 especies vivas. Sus esporófitos sí tienen estomas. Las antocerotas se diferencian de las especies de las otras clases en que, mientras duran las condiciones favorables, el esporófito va creciendo ininterrumpidamente por medio de divisiones en una región basal llamada el meristema basal intercalar. Otros briófitos interrumpen su crecimiento cuando alcanzan la altura característica del género.

Los briófitos de mayor tamaño y mejor conocidos pertenecen a la Musgos. En nuestra ilustración se muestra un ejemplar de *Polytrichum,* uno de los musgos más comunes en los bosques de la región templada. Los esporófitos de los musgos tienen estomas y rizoides multicelulares. Los esporófitos liberan sus






CÁPSULA DEL ESPORÓFITO

esporas según una complicada secuencia de pasos entre los que se incluye la desecación de la cápsula de las esporas. Hay unas 14 500 especies de musgo reunidas en un centenar de familias. Aunque la mayoría de especies viven en ambientes húmedos tropicales, los musgos son también los briófitos más notables de la región templada del hemisferio norte. El género *Sphagnum,* principal componente de las turberas ácidas, es importante por su papel en el desarrollo natural de nuevos suelos. También es usado en jardinería para aumentar la capacidad de retener agua de un suelo y se puede usar como combustible (turba).

Los briófitos presentan un registro fósil constante y coherente, desde finales del Paleozoico, aunque probablemente nunca fueron unas formas dominantes en el paisaje terrestre.

# Pl-2 Licopodófitos

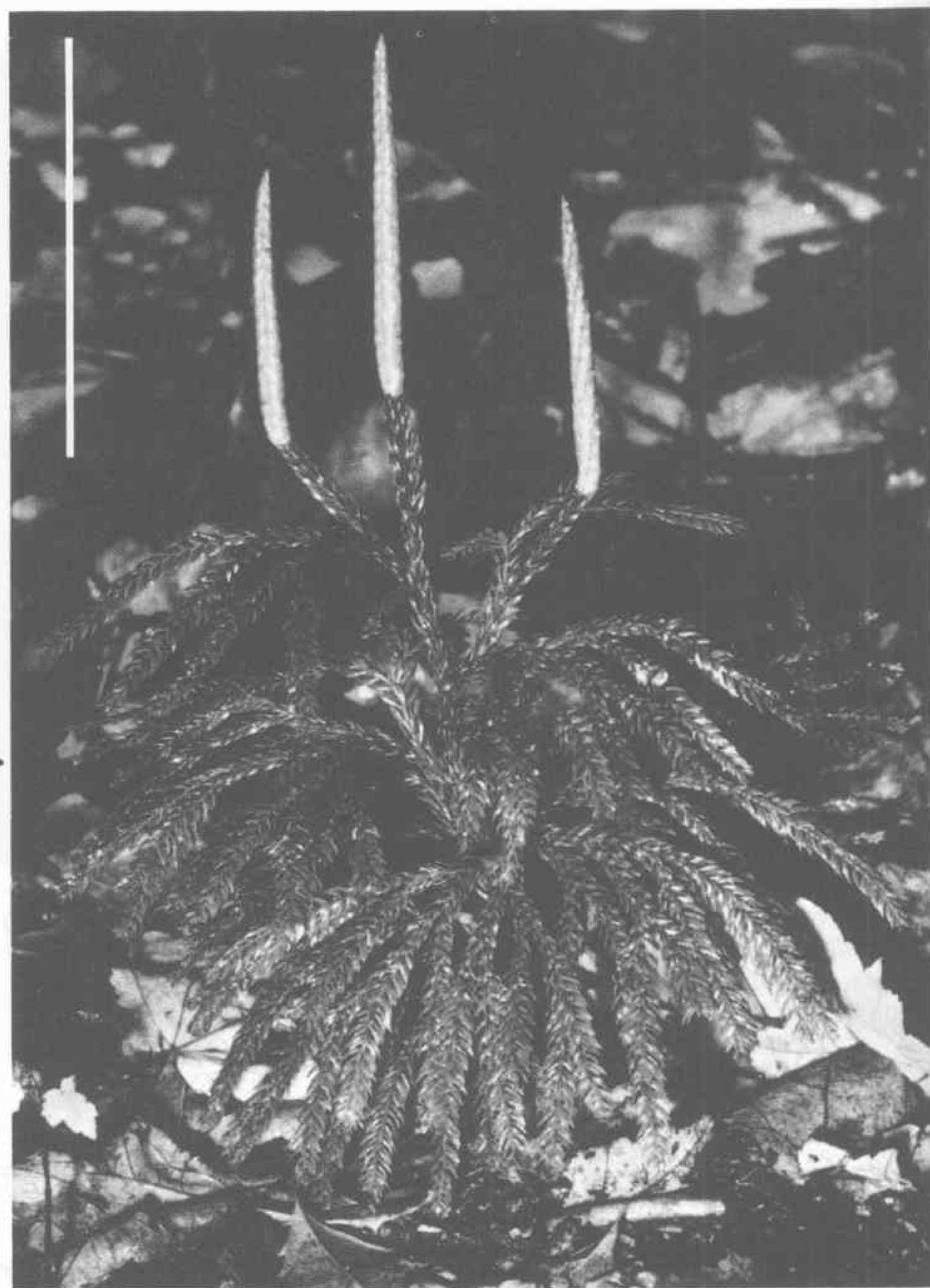
Del griego *lykos*, lobo; *pous*, pie; *phyton*, planta.

*Isoetes*
*Lycopodium*
*Phylloglossum*
*Selaginella*

Los licopodófitos son las reliquias de un pasado glorioso. En la actualidad sólo hay un millar de especies (reunidas en 5 géneros) de licopodófitos vivos, cuya área de distribución se extiende principalmente por los trópicos. Muchos licopodófitos que vivieron durante el Devónico se han extinguido, por ejemplo los grandes y leñosos licopodófitos lepidodendrales (lepidodendros) que constituían ecosistemas forestales en épocas anteriores a la aparición de los árboles con flores. Los lepidodendros dominaban el paisaje forestal del Carbonífero hasta que desaparecieron, hace unos 280 millones de años. De las dos clases de licopodófitos encontradas en el registro fósil (árboles lepidodendros y pequeñas plantas herbáceas) es esta última la que ha producido las especies actuales.

Los licopodófitos modernos no son notables y en su mayor parte sólo son conocidos por los botánicos y otros aficionados a esta ciencia. La mayoría de las especies tropicales son epífitas, es decir, viven sobre otras plantas. En las regiones templadas hay dos géneros bien conocidos. Uno de ellos es el género *Lycopodium,* ilustrado en estas páginas, que, con unas 200 especies, es el licopodófito más común de Norteamérica. Este conocido licopodófito permanece verde durante todo el invierno, y por ello se usa en las decoraciones navideñas, en las que simula a un pino de pequeño tamaño. El segundo género bien conocido, *Selaginella,* es el licopodófito con más especies (unas 700). Muchas de ellas crecen en hábitats húmedos, pero hay una, *Selaginella lepidophylla,* que es originaria de México y del suroeste de los Estados Unidos. Una característica curiosa de esta planta es la de revivir instantáneamente con el contacto con el agua, aunque haya sufrido una desecación total durante meses y aparezca como muerta. Puede secarse totalmente y revivir al humedecerse, y secarse de nuevo, y así sucesivamente, sin aparentar una pérdida de vigor. De aquí su nombre, planta de la resurrección.*

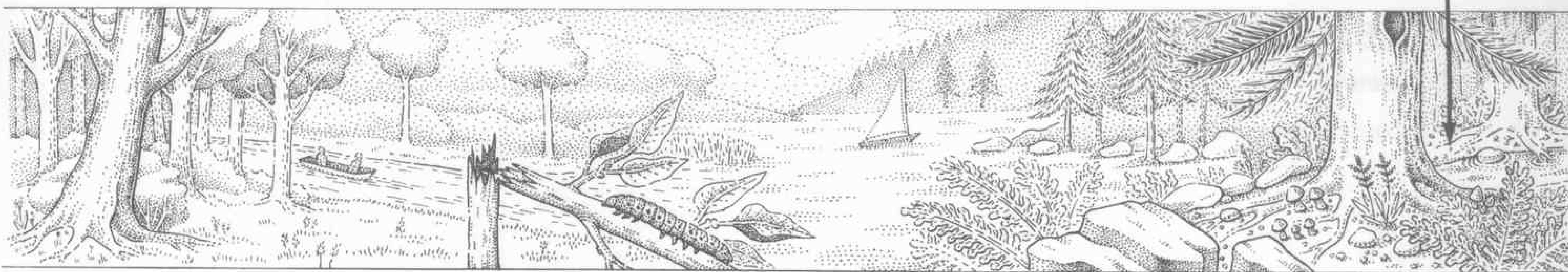
Como todas las plantas, los licopodófitos alternan generaciones haploides y diploides. La planta esporófita (diploide) es la más visible, consistiendo en unos rizoides ramificados horizontales (tallos subterráneos) y una parte erguida de donde salen las ramas aéreas y las raíces. Las hojas o microfilos de *Lycopodium* son pequeñas y se disponen en ordenados verticilos en las ramas aéreas. Los microfilos se desarrollaron, probablemente, como una prolongación del principal eje fotosintético de la planta. Posteriormente evolucionaron y se diferenciaron para producir hojas reproductivas y otras estructuras. Los megafilos, u hojas características de los helechos y de plantas más complejas (del

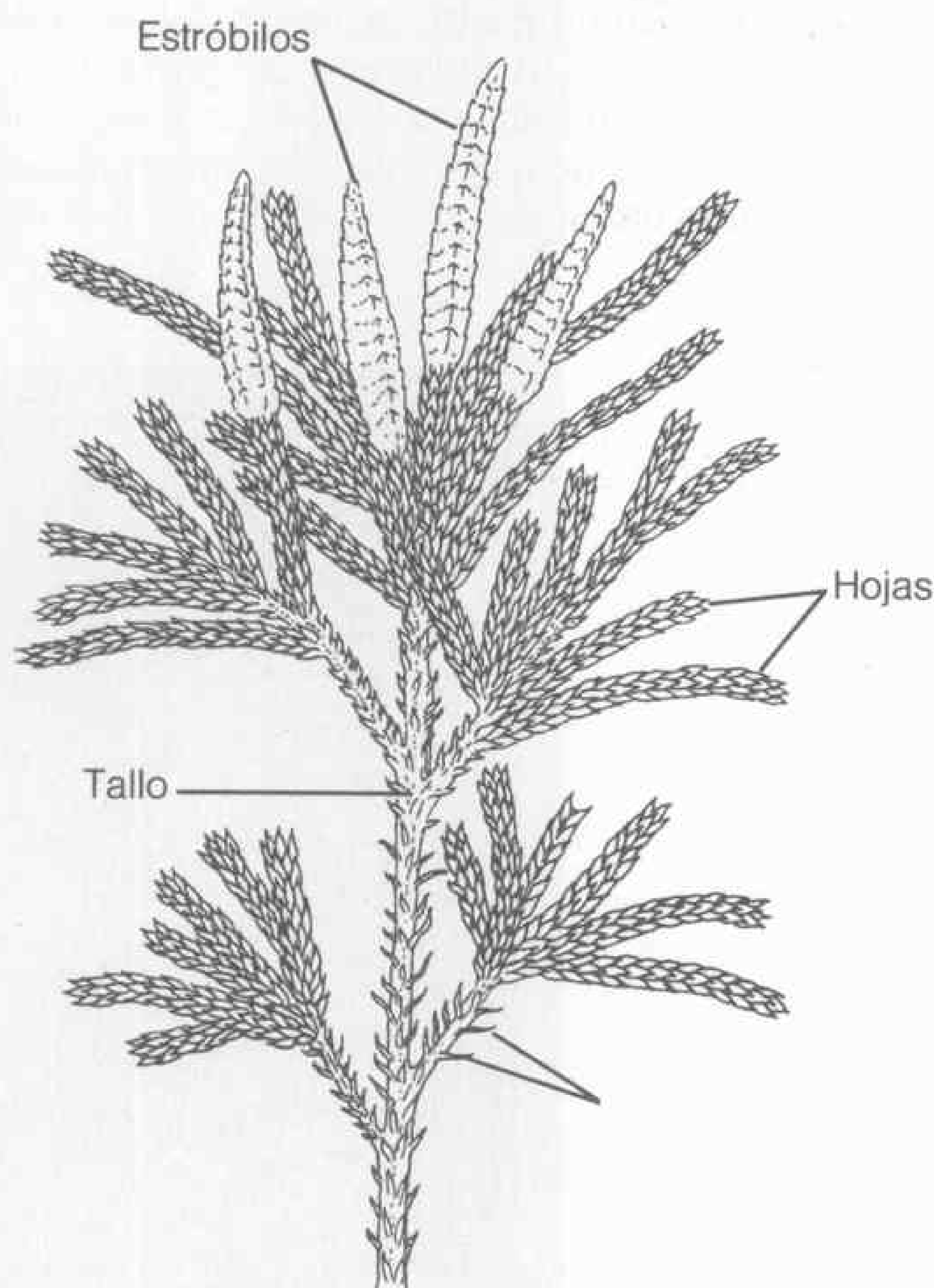




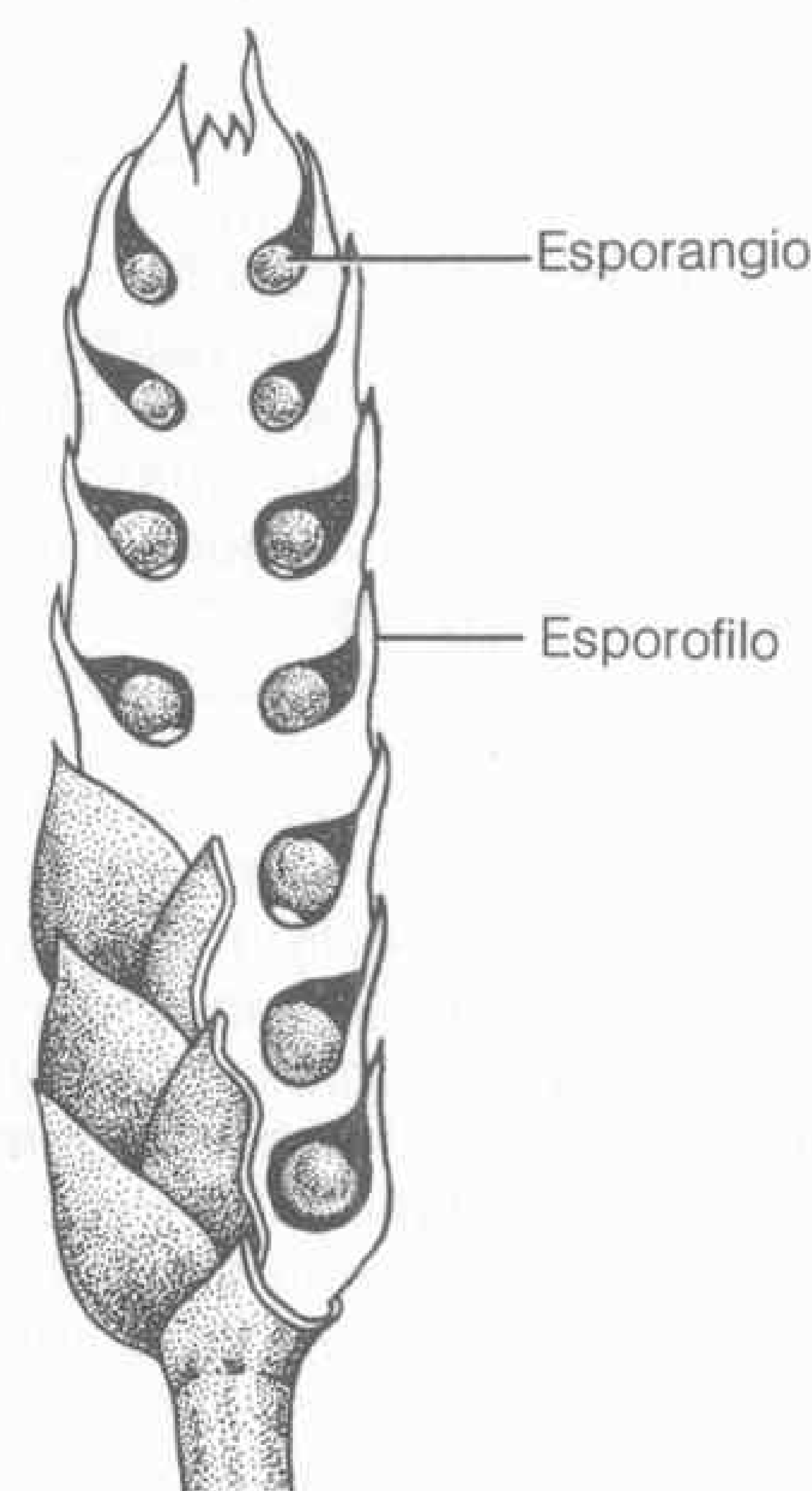
*Lycopodium obscurum* es un licopodófito muy extendido en la zona central y noreste de los Estados Unidos, en áreas boscosas con predominio de pinos, robles y arces. Barra de referencia = 6 cm. (Fotografía por cortesía de W. Ormerod; dibujos de R. Golder.)

* N. del T. Esta es la traducción literal del nombre que recibe en los Estados Unidos. Esta especie no se encuentra en España, y por lo tanto no existe un nombre vulgar para ella.






PLANTA ESPORÓFITA




ESTRÓBILO

Phylum Pl-4 al Phylum Pl-9), tuvieron probablemente un origen diferente (ver Phylum Pl-4).

Algunos de los microfilos son fértiles: han sufrido una modificación, transformándose en esporangios, órganos productores de esporas. En algunas especies, los microfilos fértiles y no fértiles están mezclados, siendo ambos fotosintéticos. En otras, como *Lycopodium obscurum*, los microfilos fértiles no son fotosintéticos y se hallan agrupados en unos conos, llamados estróbilos, que se forman en los extremos de las ramas aéreas.

*Lycopodium* es homospóreo, es decir, sólo produce un tipo de esporas. Algunos miembros del *phylum* (por ejemplo *Selaginella*) son heterospóreos y forman dos tipos de esporas, micrósporas y megásporas. Las megásporas germinan para dar plantas gametófitas femeninas, que reciben el nombre de megagametófitos, dentro de las cuales los arquegonios producen óvulos. Las micrósporas germinan para dar un gametófito masculino o, simplemente, pueden producir espermatozoides de modo directo. En los licopodófitos homospóreos, las esporas germinan para producir gametófitos de dos tipos: un tipo es verde y fotosintético, y el otro tipo es una masa pequeña y ramificada de tejido blanquecino. Estas plantas, que normalmente albergan simbiontes fúngicos en sus tejidos, pueden vivir en el suelo durante años, pasando prácticamente inadvertidas. Los gametófitos producen órganos masculinos (anteridios) y femeninos (arquegonios). En el anteridio se forman espermatozoides sin meiosis, puesto que el gametófito es haploide, y en los arquegonios se forman óvulos. Los espermatozoides, que tienen dos undulipodios, nadan hacia el cuello del arquegonio y fertilizan a los óvulos. La mediación del agua es necesaria, aunque sólo se requiere una finísima película acuosa. El zigoto, que puede permanecer adherido al gametófito, se desarrolla para producir un esporófito verde y conspicuo, completando así su ciclo vital.

# Pl-3 Esfenófitos



**(Equisetos)**

Del griego *sphen,* cuña; *phyton,* planta.

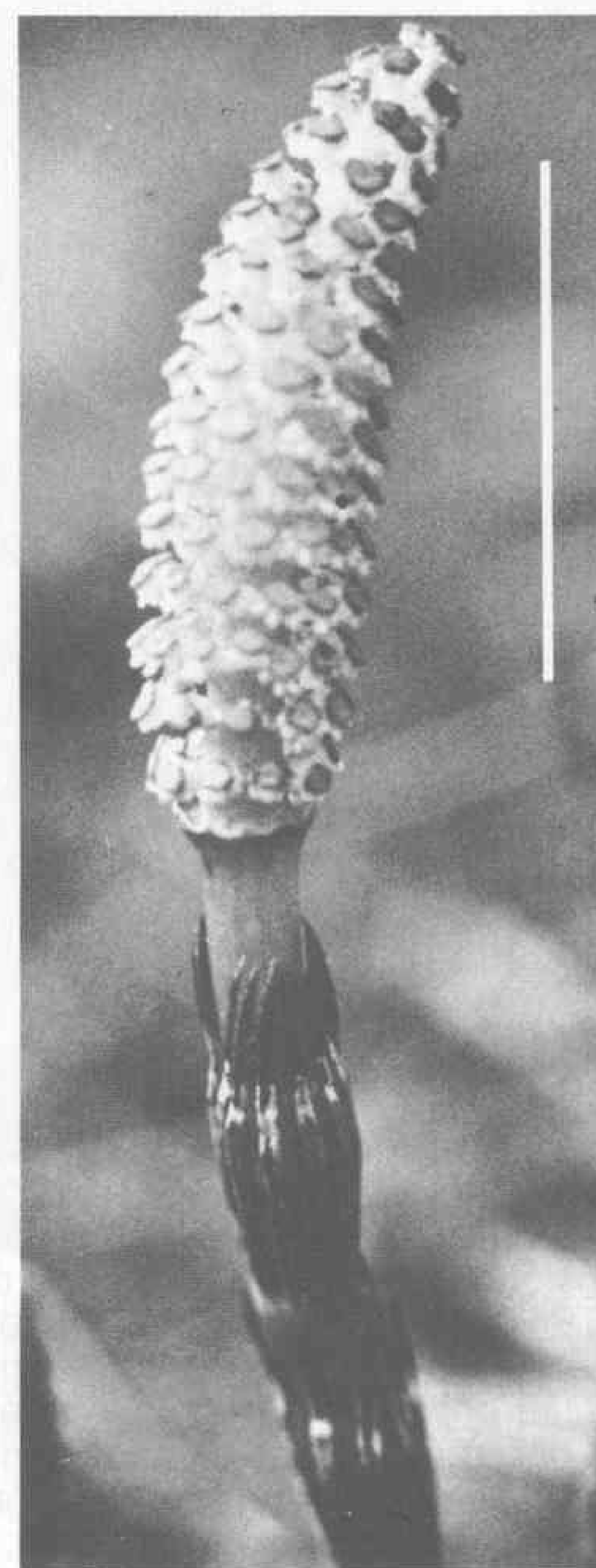
Los esfenófitos, el grupo de plantas al que pertenecen los equisetos (también conocidos por el nombre de cola de caballo), se reconocen fácilmente por sus tallos articulados y por la textura de los mismos, ásperos y acanalados. Esta aspereza viene determinada por la existencias de sílice mineral concentrada en las células epidérmicas de los tallos verdes fotosintéticos.

Los esfenófitos, así como los briófitos y los licopodófitos (Phyla Pl-1 y Pl-2), son los restos de un pasado mucho más esplendoroso. A finales del Devónico y en el Carbonífero, estas plantas dominaban la vegetación en un gran número de bosques. Algunas de ellas eran grandes árboles leñosos que alcanzaban varios metros de diámetro y unos 15 metros de altura. Había muchas especies distintas, pertenecientes a diferentes taxones superiores. Actualmente sólo perduran unas cinco especies, todas pertenecientes al género aquí ilustrado, *Equisetum.* Estas plantas medran en los lugares húmedos, como en las márgenes de los rios, o en las zonas bajas y húmedas de áreas boscosas, y en las salinas.

La forma más conocida de los equisetos representa a la generación diploide, o esporófito. Es homospóreo, es decir, sólo produce un tipo de esporas. En el extremo superior del tallo se forma un cono o estróbilo que contiene unas cincuenta ramas de corta longitud llamadas esporangióforos, en cuyo interior se hallan varios esporangios, tejidos en los que se efectúa la meiosis y en los que se producen, por tanto, las esporas. Las esporas de *Equisetum* tienen unas fibras enroscadas en espiral llamadas eláteres, que se forman por diferenciación de la pared exterior de la espora. Los eláteres se desenroscan cuando las esporas se secan, facilitando de este modo su dispersión por el viento. Cuando una espora aterriza en un lugar con suficiente humedad ambiental, los eláteres se enrollan de nuevo y la espora germina para dar un gametófito, una diminuta planta verde fotosintética.

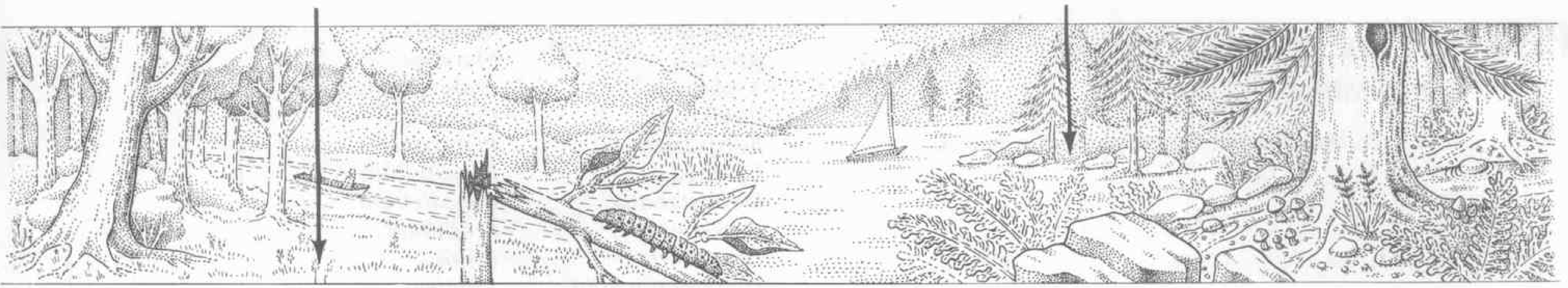
Los gametófitos pueden ser, bien bisexuales, bien sólo masculinos. Tienen un conjunto de rizoides que les sirven para fijarse en el suelo y de ellos surgen varios lóbulos de tejido. En ambos tipos de gametófito, los lóbulos superiores producen unos anteridios multicelulares que darán lugar a los espermatozoides. Los arquegonios, que producirán los óvulos, se forman en los bordes de los gametófitos bisexuales. Los espermatozoides, dotados de varios undulipodios, fertilizan los óvulos de los arquegonios de su propio gametófito, o los de otros gametófitos. Los espermatozoides de gametófitos únicamente masculinos han de nadar por el agua para encontrar un gametófito bisexual con óvulos maduros. Varios espermatozoides, incluso procedentes de plantas distintas, pueden fertilizar los óvulos de la misma pequeña planta gametófita. Los zigotos resultantes se convierten a continuación en esporófitos diploides independientes, mientras el gametófito paterno va descomponiéndose. Los equisetos crecen a menudo en grupos, lo que refleja su origen común, a partir de un mismo gametófito paterno.

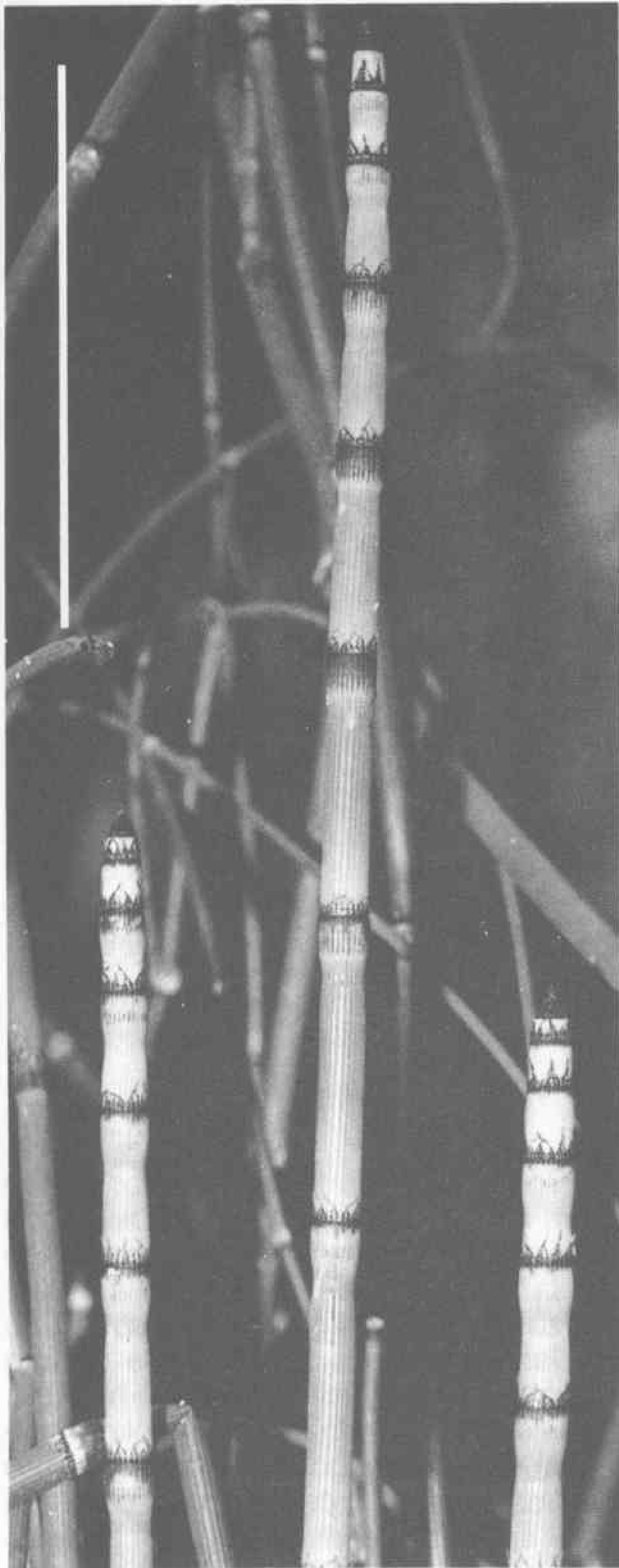
Los indios americanos, algunos campesinos ingleses y toscanos y los romanos son ejemplos de pueblos que consumían estas plantas, y algunas referencias modernas las clasifican como comestibles. Sin embargo, se sabe que envenenan a los animales domésticos, especialmente al ganado vacuno y a los caballos. Se sospechó de una sustancia tóxica (el ácido aconítico) y del sílice, pero actualmente se conoce que su toxicidad es debida al enzima tiaminasa que descompone la vitamina tiamina.



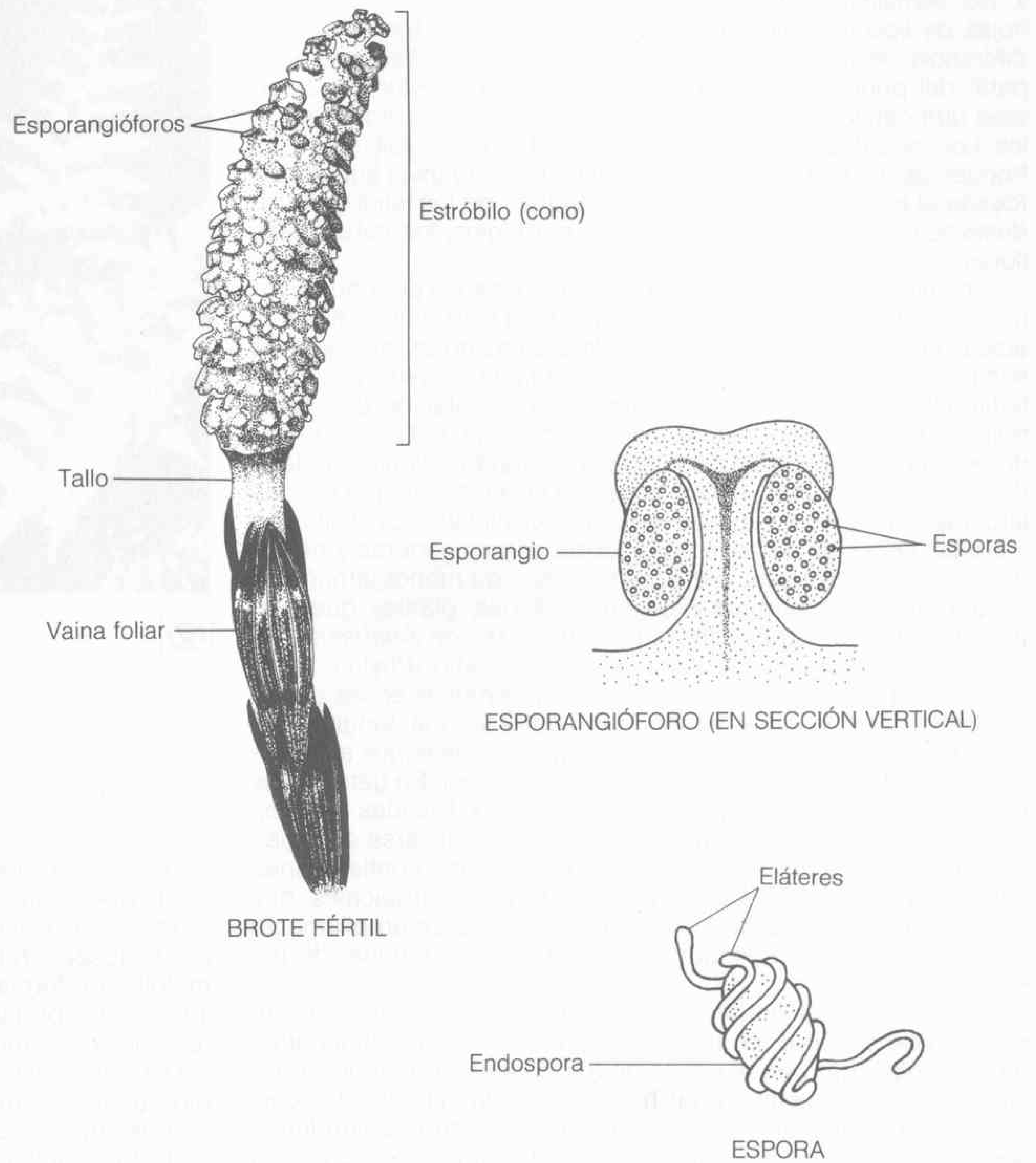


**A** Un brote de *Equisetum arvense* con un estróbilo en su extremo. Este equiseto se encuentra frecuentemente en eriales y en suelos silícicos. Barra de referencia = 3 cm. (Cortesía de J. G. Schaadt.)










**B** *Equisetum hiemale*, común incluso en áreas urbanas. Barra de referencia = 15 cm. (Cortesía de W. Ormerod.)

**C** Estróbilo de *Equisetum arvense* (de I. Atema), esporangióforo (de R. Golder), y espora (de I. Atema.)

# Pl-4 Filicinófitos

**(Pteridófitos)**

Del latín *filix*, helecho; del griego *phyton*, planta.

| | |
|---|---|
| *Adiantum* | *Marattia* |
| *Anemia* | *Marsilea* |
| *Asplenium* | *Ophioglossum* |
| *Azolla* | *Osmunda* |
| *Botrychium* | *Platyzoma* |
| *Cyathea* | *Polypodium* |
| *Dennstaedtia* | *Polystichum* |
| *Dicksonia* | *Pteridium* |
| *Dryopteris* | *Pteris* |
| *Hymenophyllum* | *Salvinia* |

Los helechos son unas plantas vasculares comunes, que al igual que los briófitos, licopodófitos y esfenófitos (del Phylum Pl-1 al Pl-3), se reproducen por medio de esporas, en lugar de hacerlo por semillas. A diferencia de estos *phyla*, los helechos tienen hojas de tipo megafilo (del griego, hoja grande). Estas hojas, a diferencia de los microfilos que se desarrollan directamente a partir del principal tallo fotosintético (véase el Phylum Pl-2), se cree que derivan de la formación y fusión de unas ramas laterales. Los megafilos, no sólo son los precursores evolutivos de los frondes de los helechos y de las hojas de las plantas superiores (desde el Phylum Pl-5 al Pl-9), sino también de los tejidos reproductivos especializados, como los esporangios, los conos y las flores.

Los helechos aparecieron por primera vez en el período Devónico y abundan en el registro fósil desde el Carbonífero hasta la actualidad. Constituyen el *phylum* de plantas no productoras de semillas más complejo, diverso y abundante. Debido a que su fertilización requiere el desplazamiento por natación de espermatozoides undulipodiados, los helechos se hallan restringidos en hábitats que, al menos de vez en cuando, están humedecidos. Se conocen unas 12 000 especies vivas, de las que las dos terceras partes viven en las regiones tropicales. La distinción entre las especies se basa en la forma de sus esporas y en los detalles de su ciclo vital. Entre los helechos de menor tamaño se encuentran los miembros del género *Azolla*, plantas que han desarrollado una asociación muy afortunada con *Anabaena*, un género de cianobacterias fijadoras de nitrógeno (Phylum M-7). Los miembros del género *Azolla* son muy comunes en las aguas tropicales. Sus frondes tienen normalmente una longitud de 1 cm, mientras que los frondes de los grandes helechos arborescentes pueden tener un tamaño 500 veces mayor. En general, las hojas de los helechos son compuestas; están divididas en unos folíolos llamados pinnas, que a su vez pueden hallarse divididas en pínnulas. El género *Polypodium*, aquí ilustrado, contiene unas 1200 especies. Aunque la mayoría de ellas son tropicales, hay dos (incluyendo el polipodio vulgar) que se hallan ampliamente distribuidas por los bosques de la región septentrional de los Estados Unidos.

La gran mayoría de helechos son homospóreos (forman un solo tipo de espora). Los esporangios crecen en distintas partes de la planta, como en el envés de los frondes ordinarios, sobre tallos especiales, o sobre unas hojas especialmente modificadas, como es el caso de *Polypodium*. Los esporangios tienden a desarrollarse en grupos, que reciben el nombre de soros. En muchos helechos, los soros se hallan recubiertos por un indusio, un tejido especial que al secarse se arruga y se desprende para liberar a las esporas maduras.

Por meiosis se producen grandes cantidades de esporas en los esporangios, que luego serán transportadas por el viento. Las esporas que aterrizan en un lugar adecuado a las necesidades

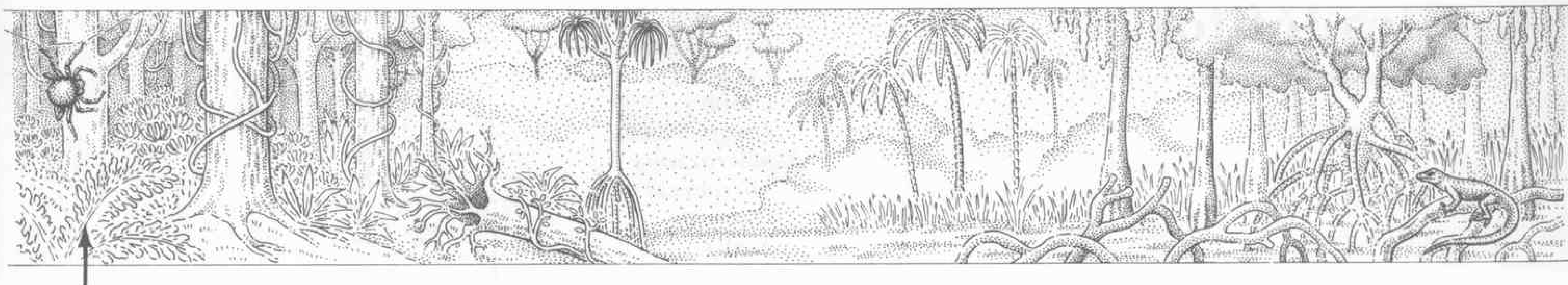


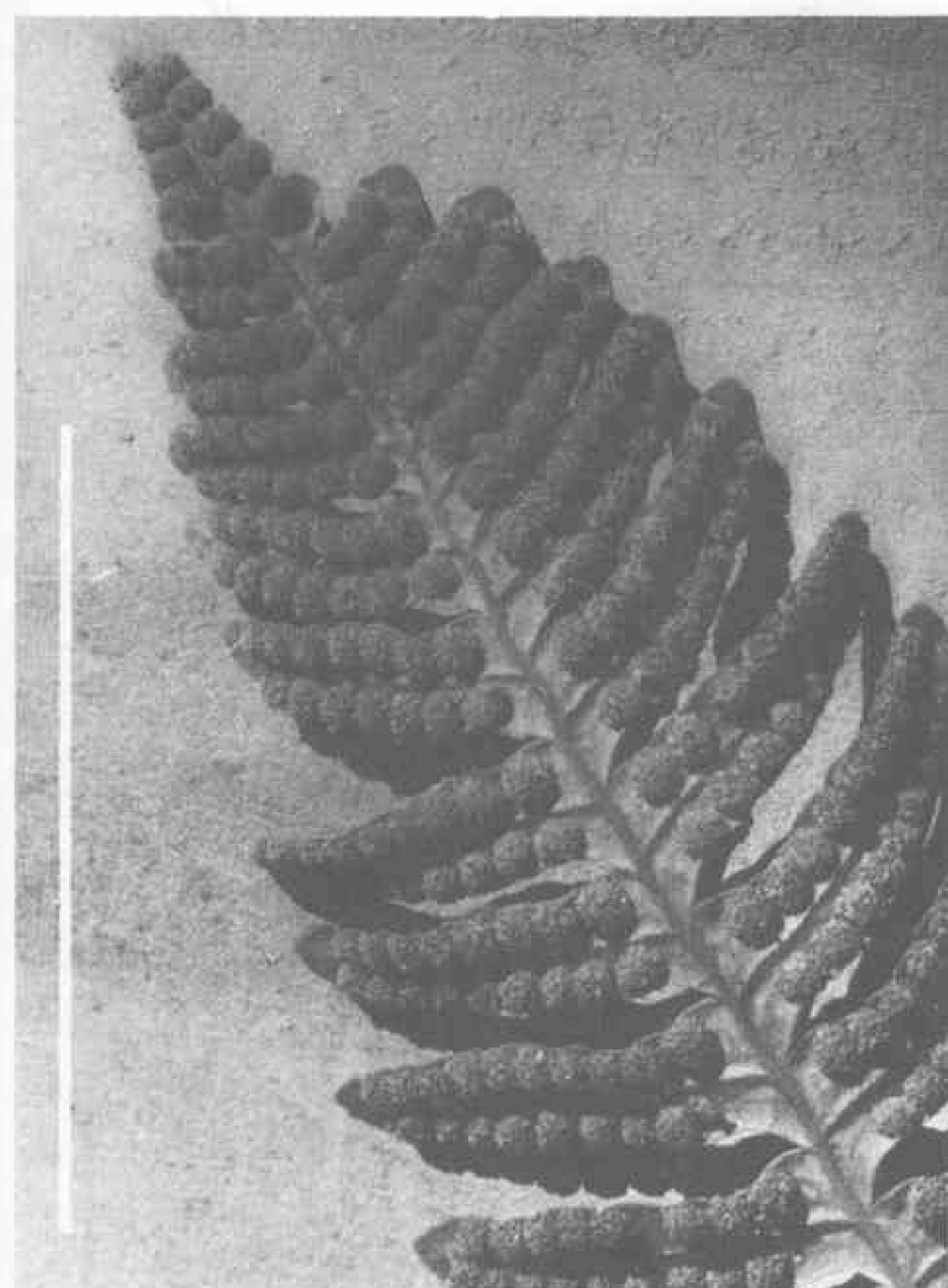


**A** *Osmunda cinnamomea* es un helecho muy extendido en áreas húmedas y sombreadas, especialmente a orillas de los estanques y los arroyos. Barra de referencia = 50 cm.

de la especie germinan, produciendo un filamento fotosintético verde que recibe el nombre de protonema. Bajo la influencia de la radiación solar (el inicio del crecimiento viene determinado por la absorción de luz en la zona del azul), se desarrolla un gametófito en forma de corazón, llamado protalo. En la superficie inferior del protalo se hallan numerosos rizoides que forman asociaciones simbióticas regulares y específicas con los hongos.

Los gametófitos de los helechos pueden contener sólo anteridios (con espermatozoides), sólo arquegonios (con óvulos), o ambos órganos reproductores. El modelo de desarrollo depende de factores ambientales, por ejemplo la densidad, y de la especie. Los espermatozoides, cuyo número de undulipodios va de unos pocos a más de mil, se desplazan nadando hasta el arquegonio. En algunos casos, pueden ser atraídos por sustancias químicas, como el ácido málico. Tras la fertilización del óvulo empieza la generación esporófita. Durante sus fases tempranas de desarrollo, el esporófito recién formado puede mantener su conexión

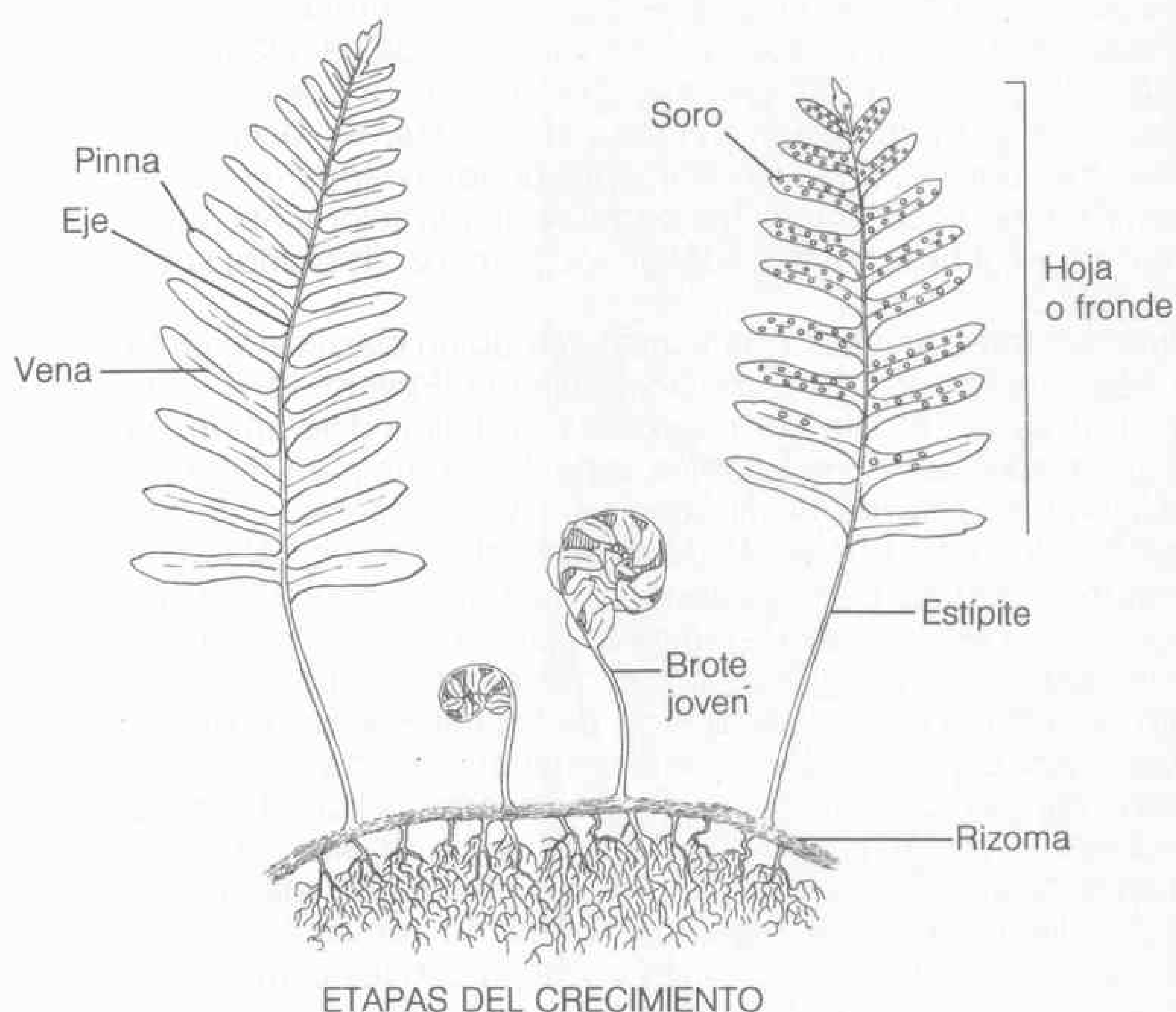


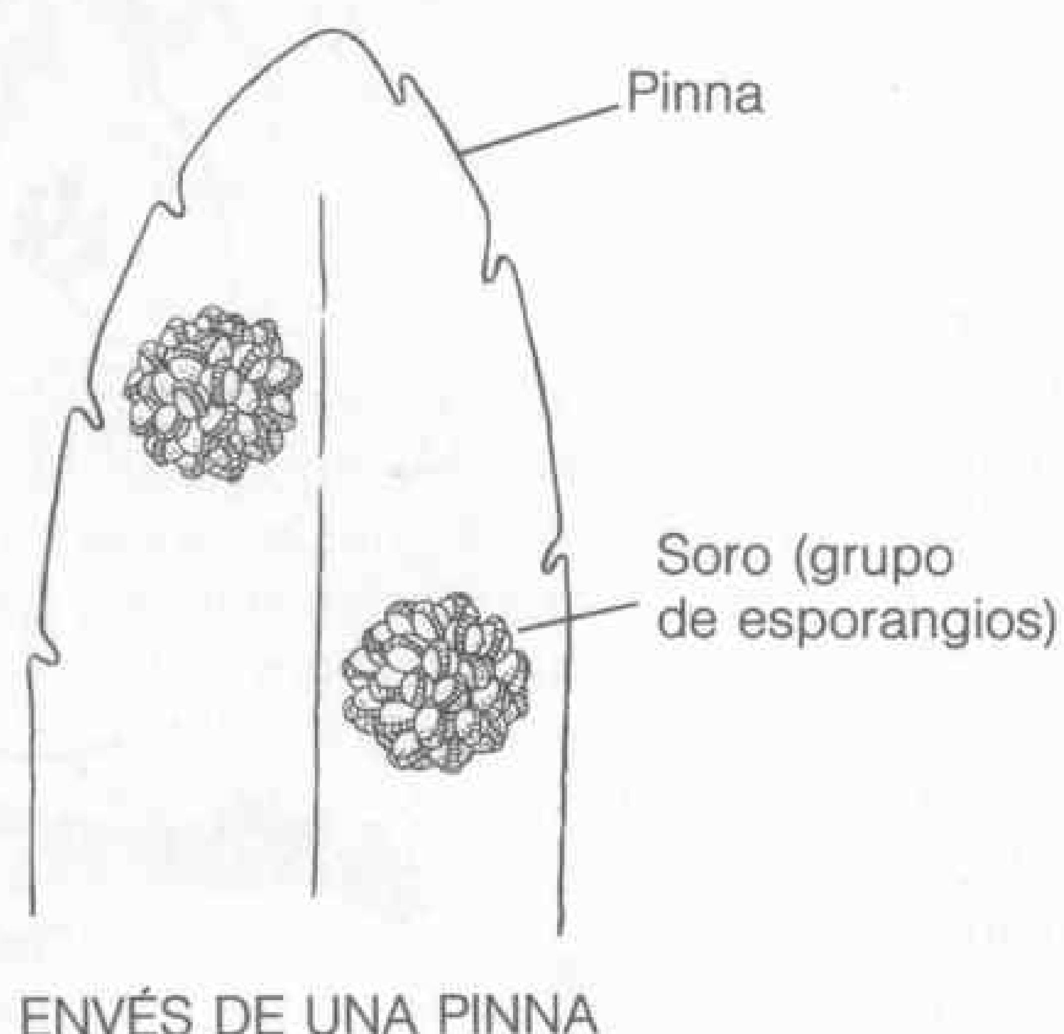




B *Polypodium virginianum* mostrando el envés de una hoja fértil. Barra de referencia = 15 cm.

C Etapas del crecimiento y estructuras reproductivas del esporófito de un helecho. (Dibujos de R. Golder.)







con el gametófito, pero pronto crecerá para formar una planta grande e independiente a medida que los tejidos del gametófito se van descomponiendo.

Aunque la heterosporia no se da frecuentemente entre los helechos, puede ocurrir en algunos casos como, por ejemplo, en el género *Platyzoma*, un helecho del norte de Australia. En estas plantas, las esporas masculinas, de pequeño tamaño, producen unos delgados gametófitos y las esporas femeninas, de mayor tamaño, forman unos gametófitos semejantes a los del resto de los helechos.

# Pl-5 Cicadófitos

Del griego *Kykos,* palma; *phyton,* planta.

*Bowenia*
*Ceratozamia*
*Cycas*
*Dioon*
*Encephalartos*
*Macrozamia*
*Microcycas*
*Stangeria*
*Zamia*

Algunos miembros de este *phylum* son pequeñas plantas arbustivas semejantes a frutos de la piña tropical de tamaño reducido; otras, como *Cycas* y *Zamia,* son árboles parecidos a las palmeras, con una altura de unos 3 metros. Sus troncos escamosos se hallan recubiertos por los restos basales permanentes de las hojas perdidas. La actividad fotosintética de la planta se efectúa en las hojas agrupadas al extremo del tallo. Los organismos de este *phylum* tienen semillas desnudas; es decir, sus semillas no se encuentran en el interior de los ovarios (véase el Phylum Pl-9, Angiospermatófitos para la comparación). Así pues, se consideran gimnospermas (del griego *gymnos,* desnudo; *sperma,* semilla).

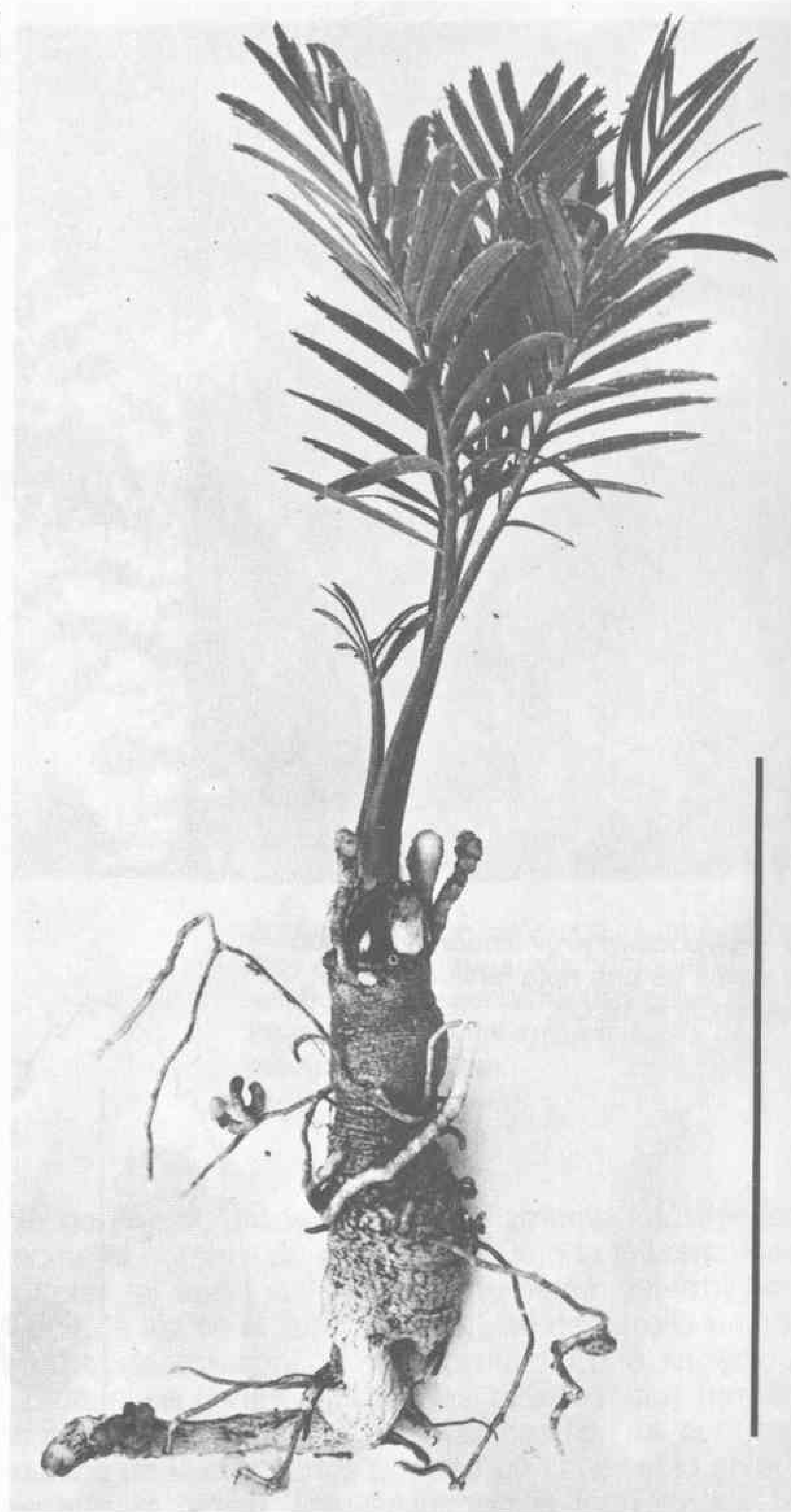
Tradicionalmente estos organismos se habían clasificado junto con otras gimnospermas, como las coníferas (Phylum Pl-7) y los ginkos (Phylum Pl-6). Sin embargo, los cicadófitos difieren de las otras gimnospermas en suficientes aspectos como para merecer la categoría de *phylum.* A diferencia de las coníferas y de los ginkos, los cicadófitos tienen hojas compuestas de tipo helecho o palmeado, albergan cianobacterias simbiontes en unas raíces especiales y muestran un crecimiento del cambium muy lento.

El cambium es una capa de tejido que se encuentra justo por debajo de la capa externa, o corteza, de los tallos leñosos de las plantas vasculares. Las células del cambium crecen y se dividen durante toda la vida de la planta. El crecimiento del cambium es una fuente mucho más activa de nuevo tejido en las coníferas que en los cicadófitos. A diferencia de las coníferas y los ginkos, los cicadófitos tienden a presentar tallos no ramificados. Los cicadófitos tienen una relación más estrecha con las plantas con flores (por medio de antecesores comunes entre los extintos helechos productores de semillas) que con las coníferas actuales y otros organismos afines.

En la actualidad, hay unas 100 especies de cicadófitos, agrupadas en nueve géneros, que se encuentran sólo en las regiones tropicales y subtropicales. En los desiertos extremadamente secos de Australia hay una gran diversidad de estas plantas, incluyendo a la especie *Macrozamia communis.* En las zonas templadas, algunas veces son cultivadas en invernaderos. *Zamia,* el único género que vive al aire libre en los Estados Unidos, se encuentra únicamente en el sur de Florida.

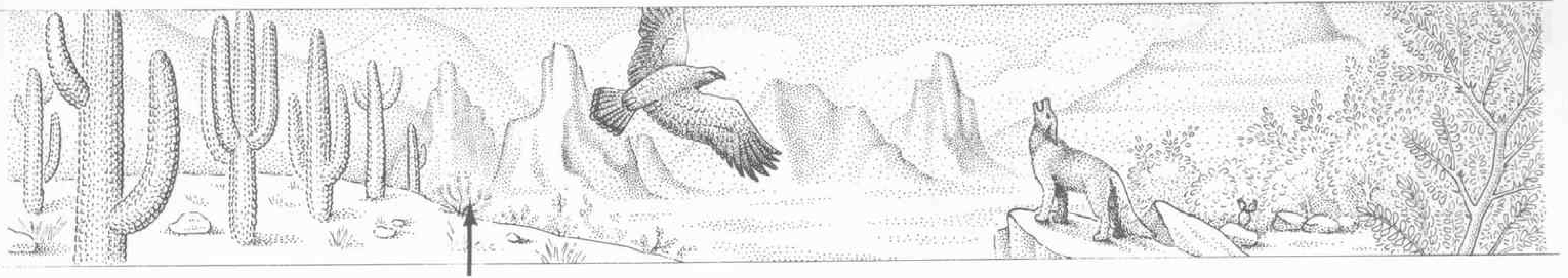
La mayoría de cicadófitos tienen unas largas raíces primarias, que en algunos casos pueden alcanzar longitudes de 12 metros, las cuales penetran profundamente en los suelos secos y arenosos en búsqueda de agua. También tienen raíces secundarias que crecen incluso por encima del suelo. Estas raíces, llamadas coraloides, tienen una capa de tejido verde justo por debajo del epitelio superficial. Este tejido contiene cianobacterias (Phylum M-7), por ejemplo *Anabaena.* Las células de estos simbiontes se disponen según unas alineaciones tan regulares en medio de las células del huésped que se diría forman un tejido de la propia planta cicadófita. *Anabaena* en estado de vida libre es normalmente un organismo filamentoso, pero en el interior de estas

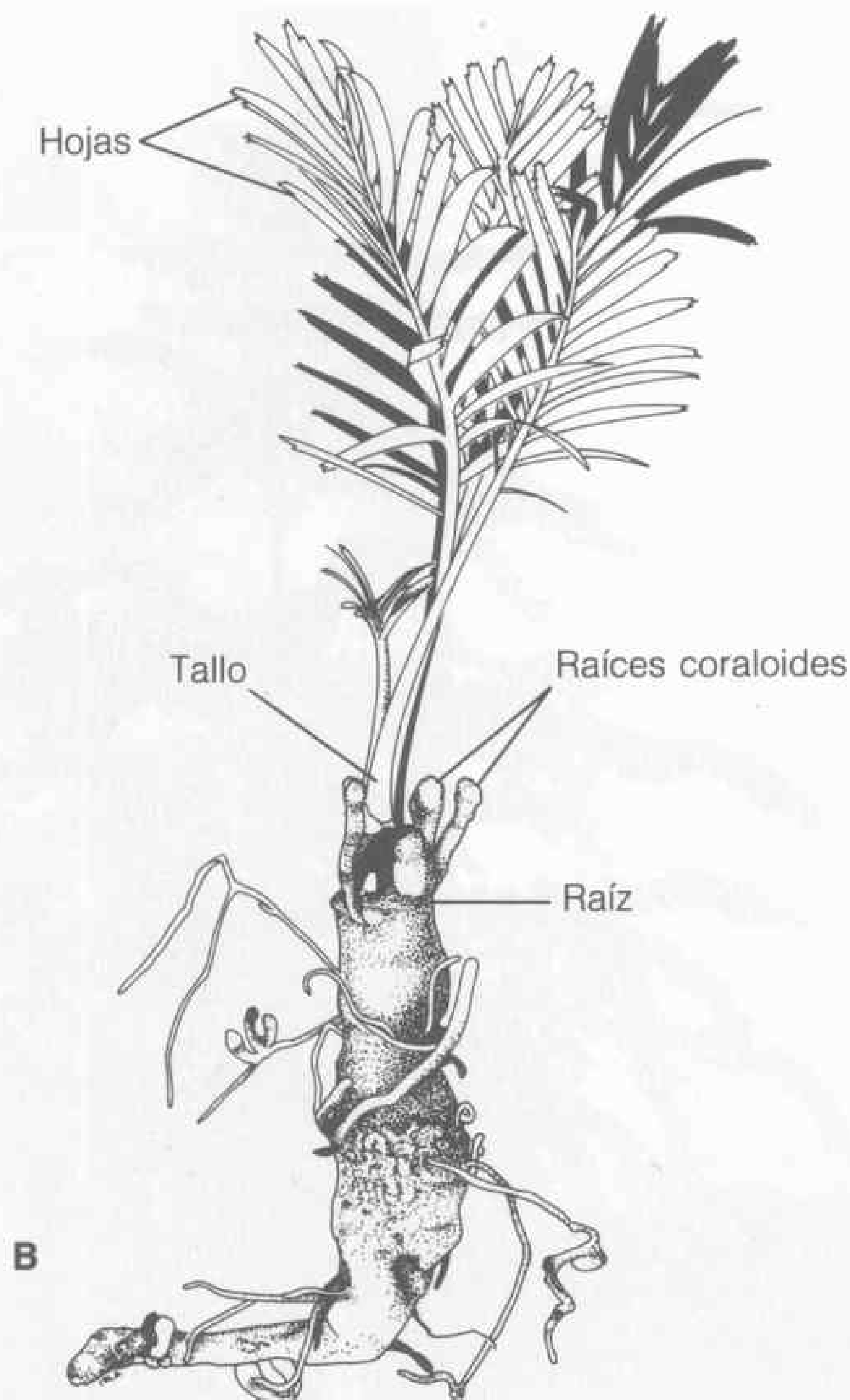




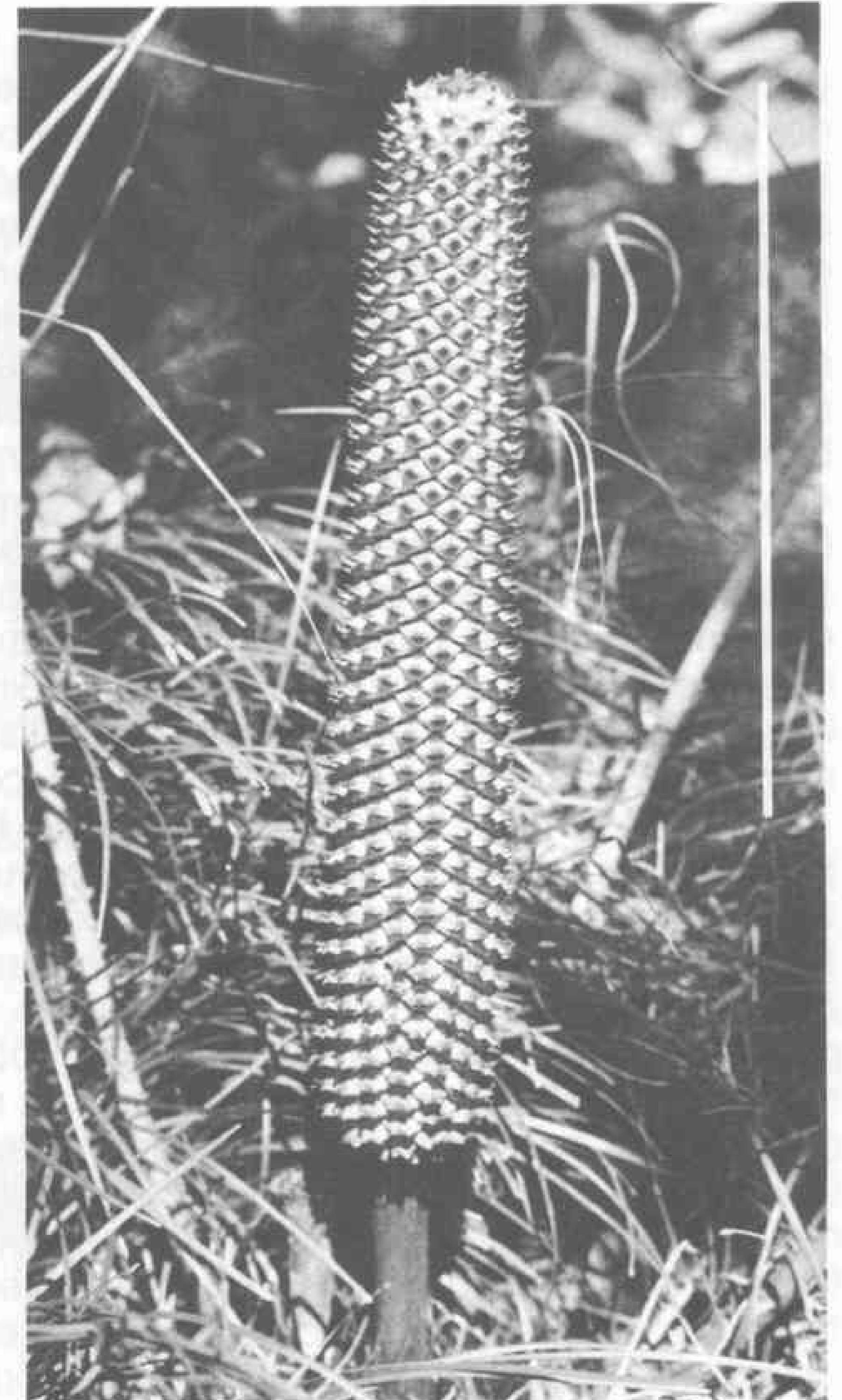
A

**A, B** Arbolillo joven de *Macrozamia communis,* procedente de una zona arenosa cerca de Melbourne, Australia. Barra de referencia = 10 cm. (Fotografía por cortesía de C. P. Nathanielsz y A. Staff; dibujo de I. Atema.)







**C** Androstróbilo (cono masculino) de *Ceratozamia purpusii,* un cicadófito nativo de México. Los conos femeninos son más cortos y anchos. Barra de referencia = 50 cm.

raíces coraloides los filamentos se disgregan en células sueltas. Se cree que la capacidad fijadora de nitrógeno de estas cianobacterias simbiontes permite a los cicadófitos la colonización de áreas cuyos suelos son muy pobres en este elemento.

Las estructuras reproductoras de los cicadófitos se encuentran en unos conspicuos conos llamados estróbilos. Todos los cicadófitos son dioicos, es decir, una planta contiene conos sólo femeninos o solo masculinos, pero no ambos a la vez. Los conos femeninos reciben el nombre de ginostróbilos, y los conos masculinos, el de androstróbilos. El polen producido en la superficie de los androstróbilos es dispersado por el viento. Un grano de polen que alcanza a un ginostróbilo produce un tubo en dirección al gameto femenino. Mientras, en el interior del grano se desarrolla un espermatozoide undulipodiado. El esperma tozoide nada, cruzando el tubo, para ir a fertilizar al óvulo. El zigoto resultante de la fertilización formará un embrión con dos cotiledones (tejidos que nutren al embrión). Superficialmente, este desarrollo es parecido al de las plantas con flores dicotiledóneas.

Los cicadófitos son muy apreciados y se cultivan como plantas ornamentales. La tribu de los seminolas, en Florida, se alimentaba de los tallos subterráneos de *Zamia.* Los bantúes del sur de África comían diversas partes, como el interior del tronco, el centro de los conos femeninos maduros (llamado el pan de kaffiir), y la pulpa de las semillas del género *Encephalartos.* La médula de *Cycas circinalis* en la India y Sri Lanka y la de *Cycas revoluta* en el Japón se utilizan para la obtención de la harina de sagú. Frecuentemente, los miembros del género *Cycas* han sido denominados palmeras del sagú; no obstante, las palmeras verdaderas, que comprenden otros árboles productores del sagú, por ejemplo *Oredoxa oleracea,* de la región tropical americana, pertenecen al Phylum Angiospermatófitos (Pl-9) y son monocotiledóneas.

# Pl-6 Ginkófitos

*Ginkgo*

Del japonés *ginkyo,* albaricoque plateado; del griego *phyton,* planta.

*Ginko biloba* es el único descendiente vivo de un grupo de plantas que durante el Mesozoico se hallaba mucho más extendido. Aún se pueden ver en la costa noroeste de los Estados Unidos los restos petrificados de estos grandes árboles del Mesozoico. No es por casualidad que las fotografías de los árboles ginkófitos, como el de estas páginas, tienen normalmente un fondo de casas, calles e hilos telefónicos. Probablemente no hay en la actualidad ginkos en estado silvestre. *Ginko biloba* se ha cultivado durante siglos en los jardines y en las avenidas de los templos de Asia. De Asia fue introducido en las regiones templadas de Europa y América del Norte en tiempos no muy lejanos. Es sorprendentemente resistente a la contaminación y a los insectos. La prevalencia de los ginkos en los ambientes urbanos derivaría de dicha capacidad de resistencia. Las abanicadas hojas de los ginkos son caducas y nacen directamente de sus tallos, que son profusamente ramificados. La silueta del árbol es sumamente característica, y es fácilmente reconocible desde lejos.

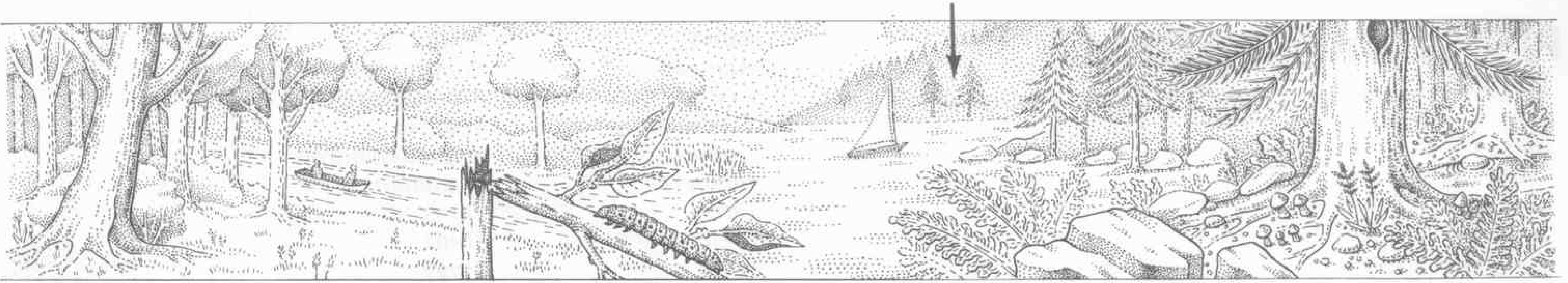
Los ginkos son dioicos (los sexos se hallan separados en plantas diferentes). En los árboles masculinos se desarrollan unas microsporas haploides en unos conos llamados microstróbilos. Gracias al transporte por el viento, las microsporas alcanzan los árboles femeninos, donde algunas aterrizan sobre unos primordios seminales carnosos o ginostróbilos (las estructuras reproductoras femeninas), desarrollando a continuación un tubo que penetra en el micrópilo o abertura del primordio seminal. Los espermatozoides se desplazan por el interior de este tubo y nadan a través de los húmedos tejidos femeninos para ir a fertilizar al núcleo del óvulo, sin la intervención del agua ambiental. Los espermatozoides son células enrolladas helicoidalmente que tienen centenares de undulipodios. Se forman después de que los tubos de la microspora hayan penetrado en el micrópilo, y sólo durante un breve período de primavera. Este hecho ha permitido a los biólogos realizar unos elegantes estudios ultraestructurales sobre el desarrollo de los espermatozoides undulipodiados. El embrión se desarrolla en el interior de una semilla verdadera, aunque desnuda; es decir, no se halla rodeado por una pared del ovario (lo que constituye un fruto) como ocurre en el caso de las semillas de las angiospermas. Sin embargo, el tegumento o piel exterior del primordio seminal se transforma, tras la fertilización, en una cobertura carnosa parecida a la de los frutos.

Las semillas de los ginkos provocan náuseas al ser ingeridas. De todos modos, esto ocurre raramente puesto que cuando están maduras o cuando empiezan a descomponerse desprenden ácido butírico y otras sustancias de olor repelente. Por esta razón, mucha gente prefiere cultivar ginkos masculinos. En China, sin embargo, las semillas de los ginkos han sido tradicionalmente usadas como una fuente de alimento y de medicamentos. Sus habitantes desechan la cobertura exterior y asan su núcleo interno. Normalmente, el uso principal del árbol es para la decoración del ambiente urbano.





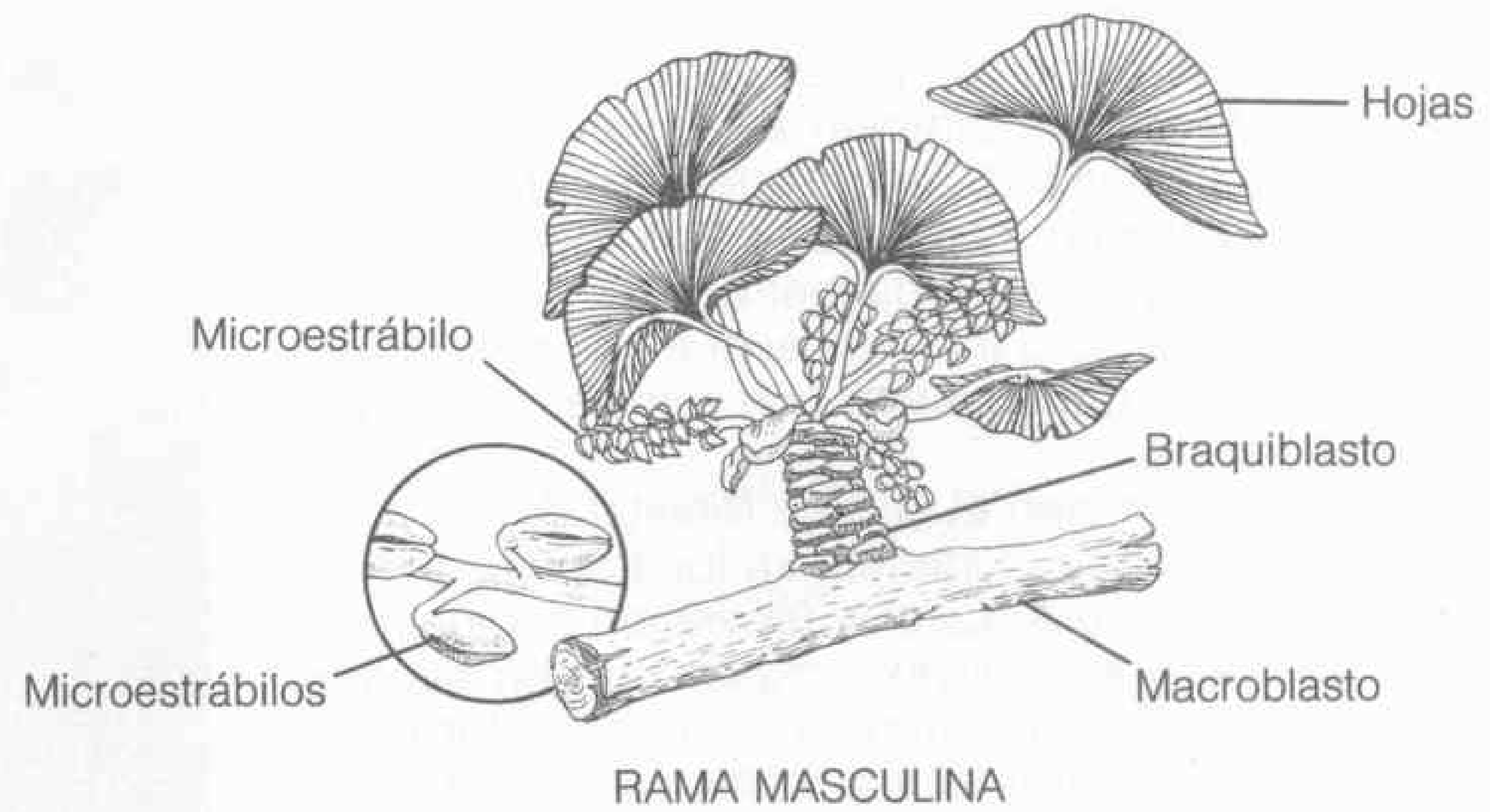
**A** Un *Ginko biloba* sobre un fondo urbano en la región noreste de los Estados Unidos. Barra de referencia = 1 m.

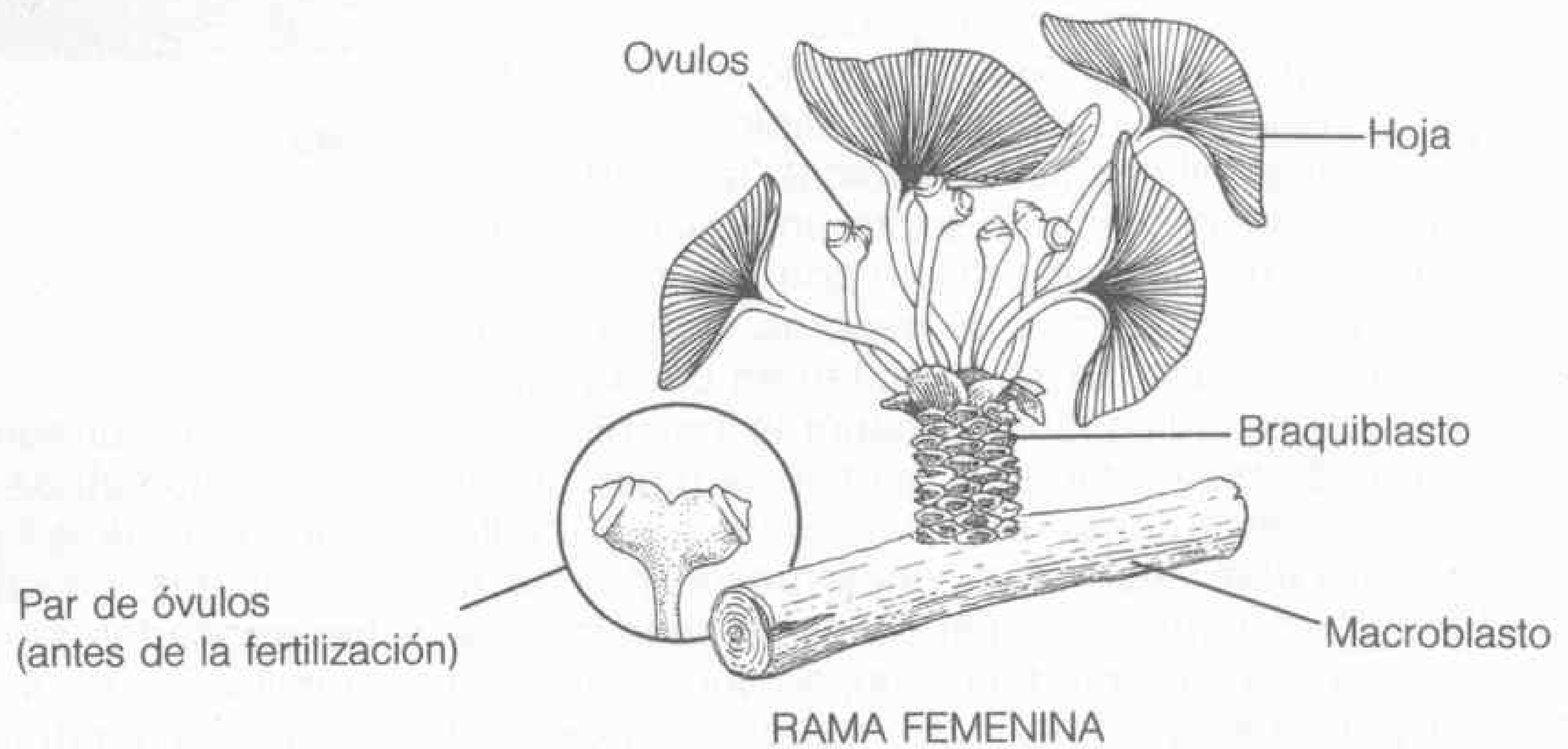




B Una rama de *Ginko biloba* en la que se pueden observar los óvulos maduros y la forma distintiva de sus hojas. Barra de referencia = 5 cm. (Cortesía de W, Ormerod.)






C Ramas femeninas y masculinas. (Dibujos de R. Golder.)

# Pl-7 Coniferófitos

Del latín *conus,* cono; *ferre,* llevar; del griego *phyton,* planta.

*Abies*
*Araucaria*
*Cedrus*
*Cryptomeria*
*Cupressus*
*Juniperus*
*Larix*
*Metasequoia*
*Picea*
*Pinus*
*Podocarpus*
*Pseudotsuga*
*Sequoia*
*Sequoiadendron*
*Taxodium*
*Taxus*
*Thuja*
*Tsuga*

A pesar de que en este *phylum* se conocen algunos arbustos y plantas postradas, la mayor parte de las plantas portadoras de conos son árboles. Hay unas 550 especies vivas de coniferófitos agrupadas en unos 50 géneros, entre ellos *Pinus* (los pinos), *Taxus* (los tejos), *Abies* (los abetos), *Pseudotsuga, Picea* y *Larix* (los alerces). El *phylum* incluye también a la planta de mayor tamaño existente en la actualidad: *Sequoiadendron gigantea* (la secuoya gigante de California), que crece hasta alcanzar unos 100 metros de altura y 8 metros de diámetro.

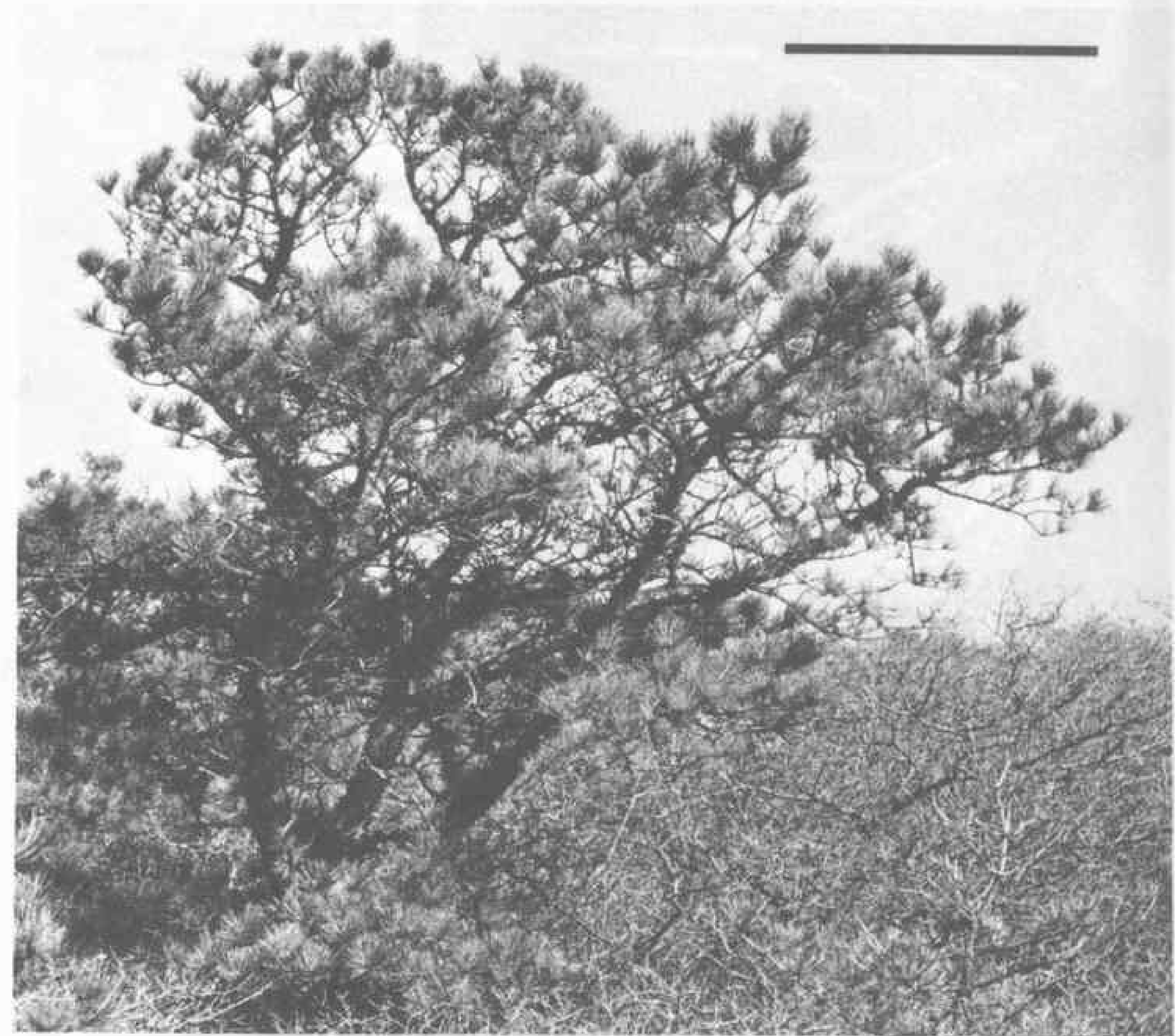
Este *phylum* es, por un amplio margen, el que nos resulta más familiar entre las gimnospermas (plantas con semillas desnudas) de las regiones templadas.

Aunque las coníferas dominan el paisaje forestal del hemisferio norte, también son bastante comunes en los trópicos y en el hemisferio sur. Algunas, como *Araucaria,* provienen originalmente del hemisferio sur pero se cultivan actualmente en algunos hábitats adecuados del hemisferio norte, como en California.

Las hojas de muchas coníferas son aciculiformes y todas son simples (no divididas en foliolos). Frecuentemente tienen una cutícula de consistencia cérea y sus células interiores forman un tejido muy compacto surcado por unos conductos o canales resinosos, a través de los que fluye la sabia. Estas características son particularmente manifiestas en pinos que viven en lugares áridos. Algunas especies son perennes y fotosintetizan incluso en invierno. Su cambium o tejido de crecimiento es muy activo y en muchas especies produce un crecimiento rápido y extensivo.

La mayor parte de las coníferas son monoicas; las estructuras masculinas y femeninas se encuentran sobre una misma planta. No obstante, los miembros de este *phylum* son heterospóreos: producen dos tipos de esporangios y de esporas, los microsporangios (con las esporas masculinas) se sitúan en unos pequeños conos, y los megasporangios (con las esporas femeninas) se sitúan en unos conos de mayor tamaño, las típicas piñas de los pinos. El polen, que aparece como un polvillo de color amarillo, es desplazado por el viento desde los conos masculinos hasta los femeninos. En el megasporangio, una célula llamada megáspora se divide varias veces para producir el tejido que contiene el óvulo, el llamado primordio seminal. Los granos de polen, al entrar en contacto con un primordio seminal femenino, desarrollan un tubo que penetra a través del micrópilo del mismo. El núcleo gamético masculino se desliza por el interior del tubo para ir a encontrar al óvulo. En ningún estadio de este proceso se observan formas undulipodiadas. La fusión de los núcleos masculino y femenino puede posponerse durante mucho tiempo, produciéndose incluso, hasta después de un año de la polinización. Finalmente se efectúa la fusión y se desarrolla un embrión a partir del zigoto.

Las semillas de las coníferas son desnudas, en el sentido de que los embriones no se hallan recubiertos por la pared ovárica pero, de todos modos, se hallan incrustados en el megasporangio. Los embriones pueden ser observados como unas pequeñas prominencias en la cara interior de las escamas seminíferas. Estos embriones se transformarán más adelante en unas semillas aladas, que en su madurez se separan de la piña, siendo transportadas por el viento. En algunos pinos, no obstante, las semillas no se separan de las piñas; en realidad, las piñas se mantienen fuertemente unidas al árbol paterno hasta que éste es destruido por el fuego. Debido a que las semillas de estos árboles sólo germinan después de haber estado expuestas a un calor extremado, tienen un papel muy importante en la repoblación de los bosques después de los incendios.

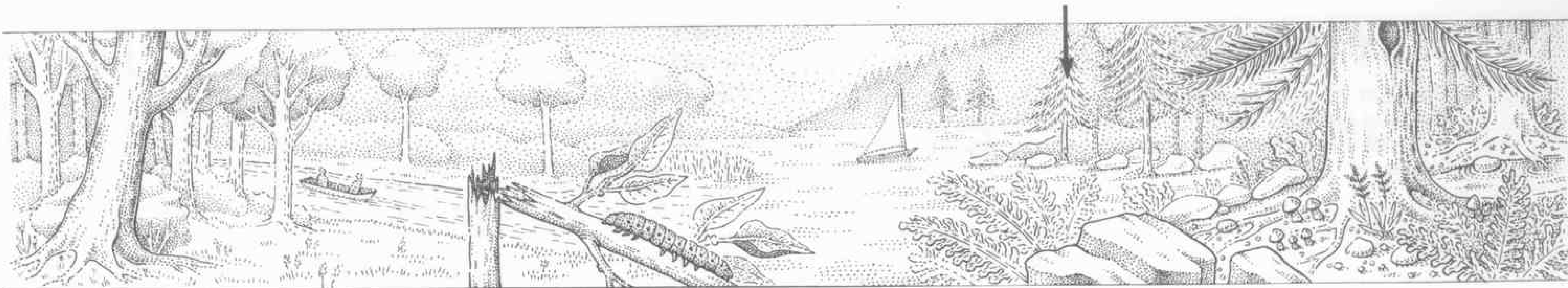


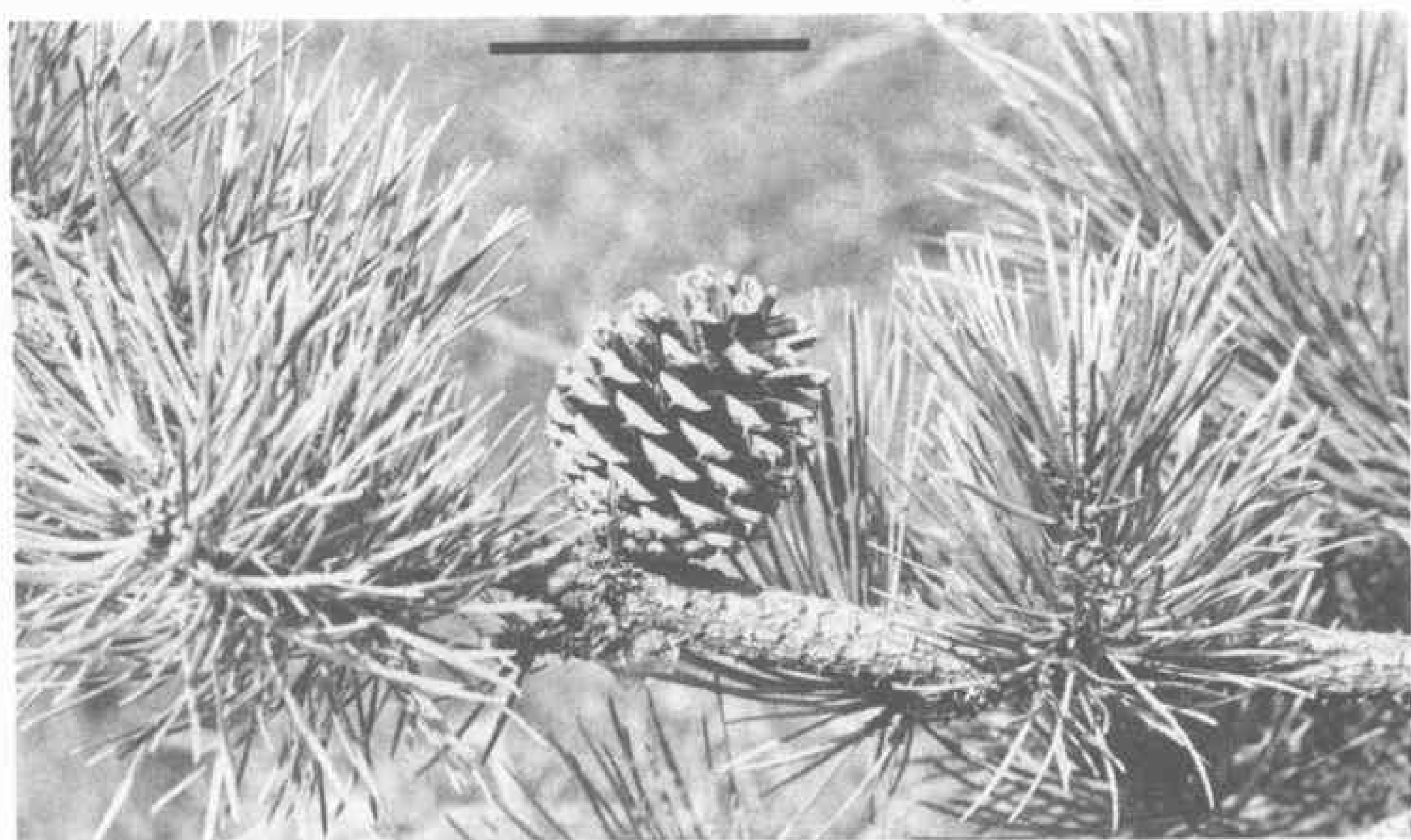


**A** *Pinus rigida,* un pino del noreste de los Estados Unidos, fotografiado en una ladera arenosa. Barra de referencia = 1 m.

Las coníferas más antiguas del registro fósil datan de finales del Carbonífero, hace unos 290 millones de años. Se cree que sus hojas, con su característica capacidad de resistencia frente a la sequía, evolucionaron en el periodo Devónico, una época de aridez generalizada.

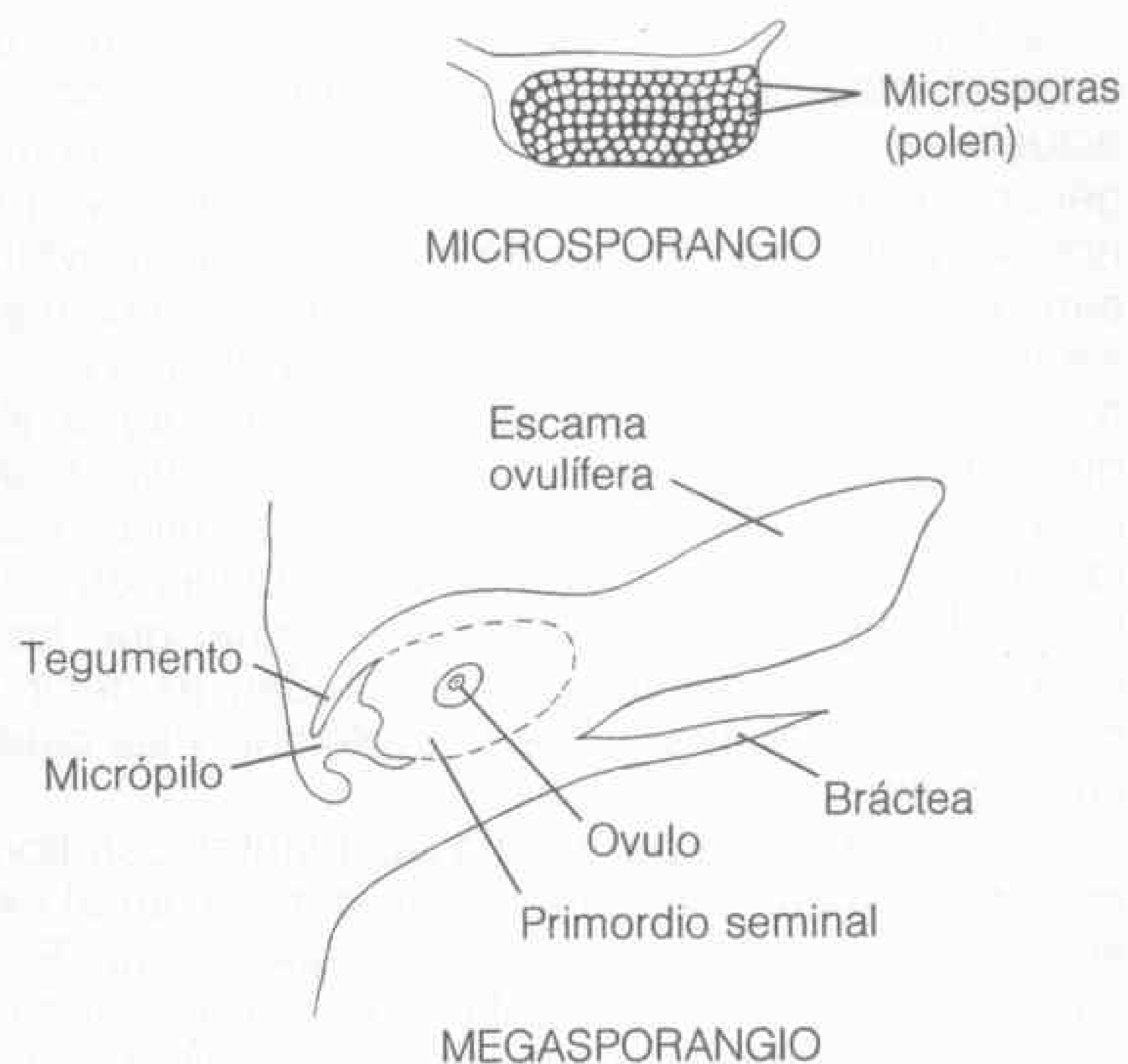
Las coníferas tienen una gran importancia económica. Constituyen una fuente primordial de madera, y su blanda pulpa es un ingrediente fundamental en la manufactura de papel. Otros pro-

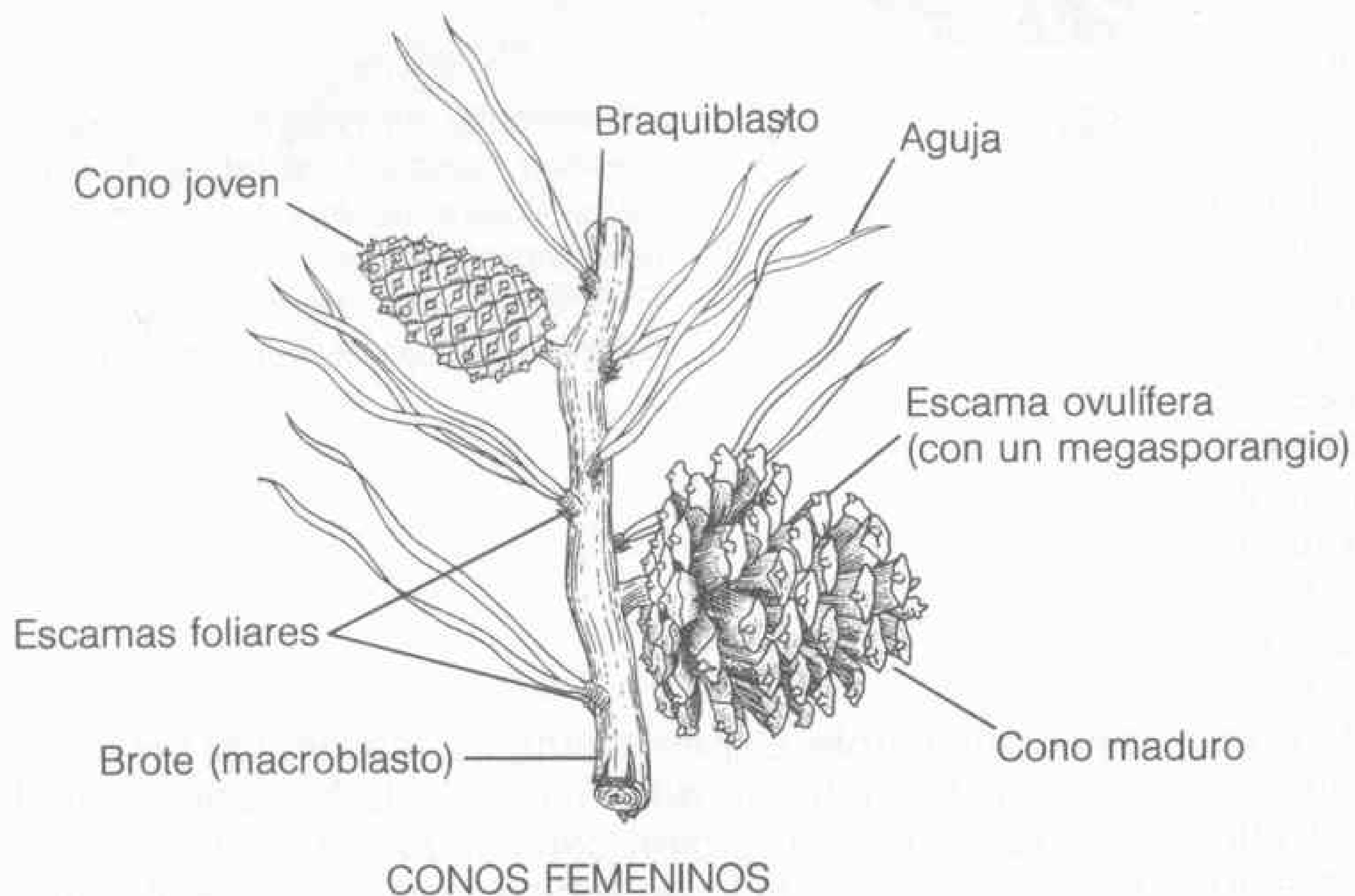


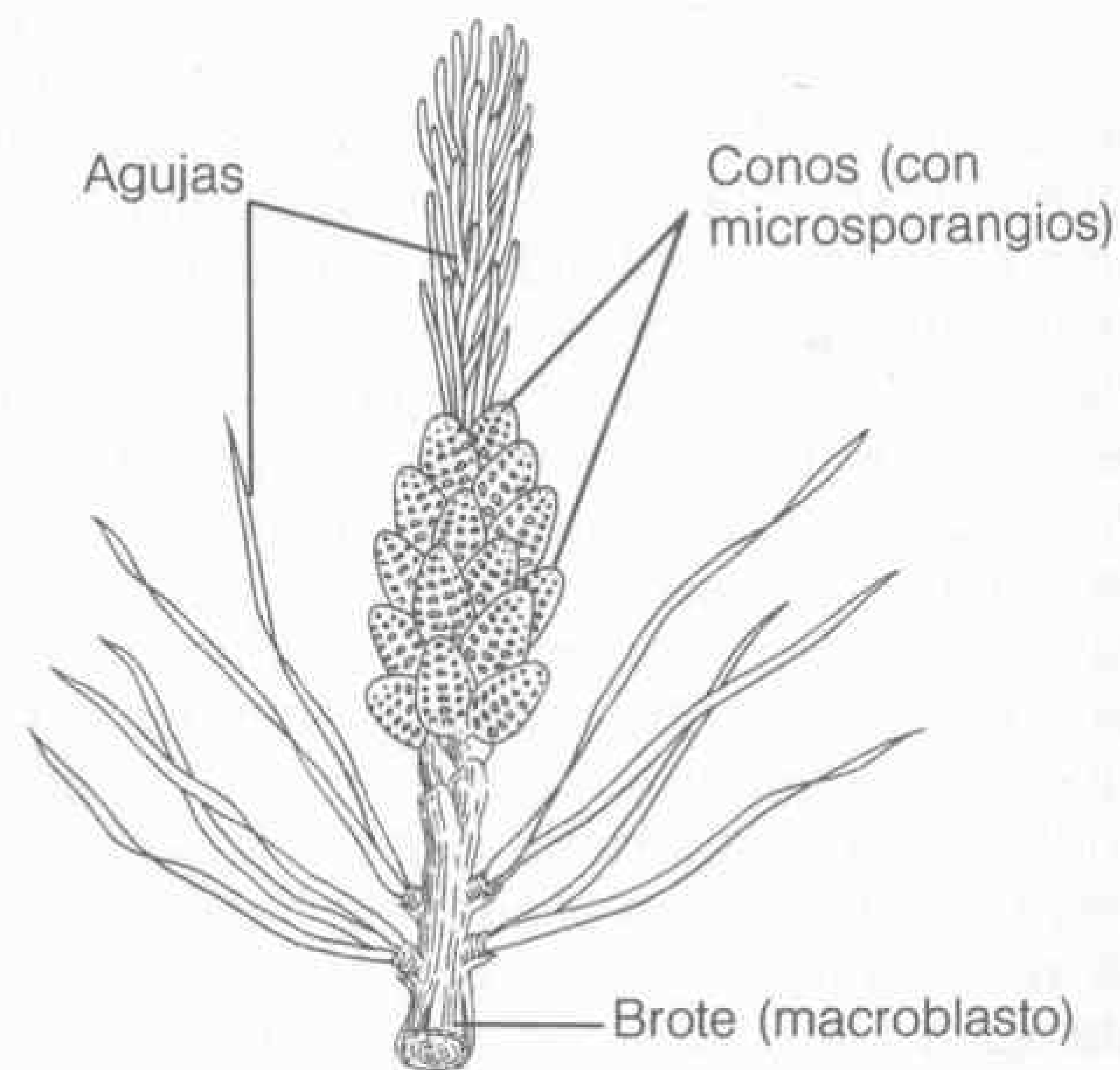




**B** Una rama de *Pinus rígida* mostrando una piña madura (cono femenino). Barra de referencia = 10 cm.




**C** Estructuras reproductivas de *Pinus rigida.* (Dibujos de R. Golder.)

ductos del metabolismo de las coníferas son la esencia de trementina, la brea, el ámbar y la resina. Las antiguas ballestas inglesas se confeccionaban con la madera de los tejos. Cada año se cortan en Europa y Norteamérica miles de coníferas para su venta como árboles de Navidad. En Rusia y Canadá se comen las semillas de varias especies de pinos. En los Estados Unidos, los pinos que producen piñones comestibles (que son además bastante ricos en proteínas) son *Pinus sabiniana, P. coulteri* y *P. lambertiana* entre otros.*

* N. del T. En Europa meridional el pino productor de piñones comestibles es *P. pinea.*

# Pl-8 Gnetófitos

Del latín *gnetum,* adaptado del malasio de las Molucas *ganemu,* una especie de gnetófito que se encuentra en la isla de Ternate: del griego *phyton,* planta.

*Ephedra*
*Gnetum*
*Welwitschia*

La mayor parte de la gente no ha visto nunca un ejemplar de estas plantas del desierto portadoras de conos. Los gnetófitos actualmente sólo suman unas 70 especies, contenidas en tres géneros muy distintos: *Welwitschia, Gnetum* y *Ephedra.* Sus conos se diferencian de los de las coníferas (Phylum Pl-7) en que carecen de canales resinosos. Tanto los conos masculinos como los femeninos son compuestos, conteniendo brácteas opuestas o verticiladas. Las células conductoras del agua del xilema de los gnetófitos no están muertas, como en el caso de las coníferas. Al igual que otras plantas portadoras de semillas, los embriones de los gnetófitos acumulan reservas nutricias en unas estructuras laminares llamadas cotiledones. Al igual que las coníferas, las semillas de los gnetófitos son desnudas, es decir, no están recubiertas por una capa de tejido protector, y las células espermáticas carecen de undulipodios.

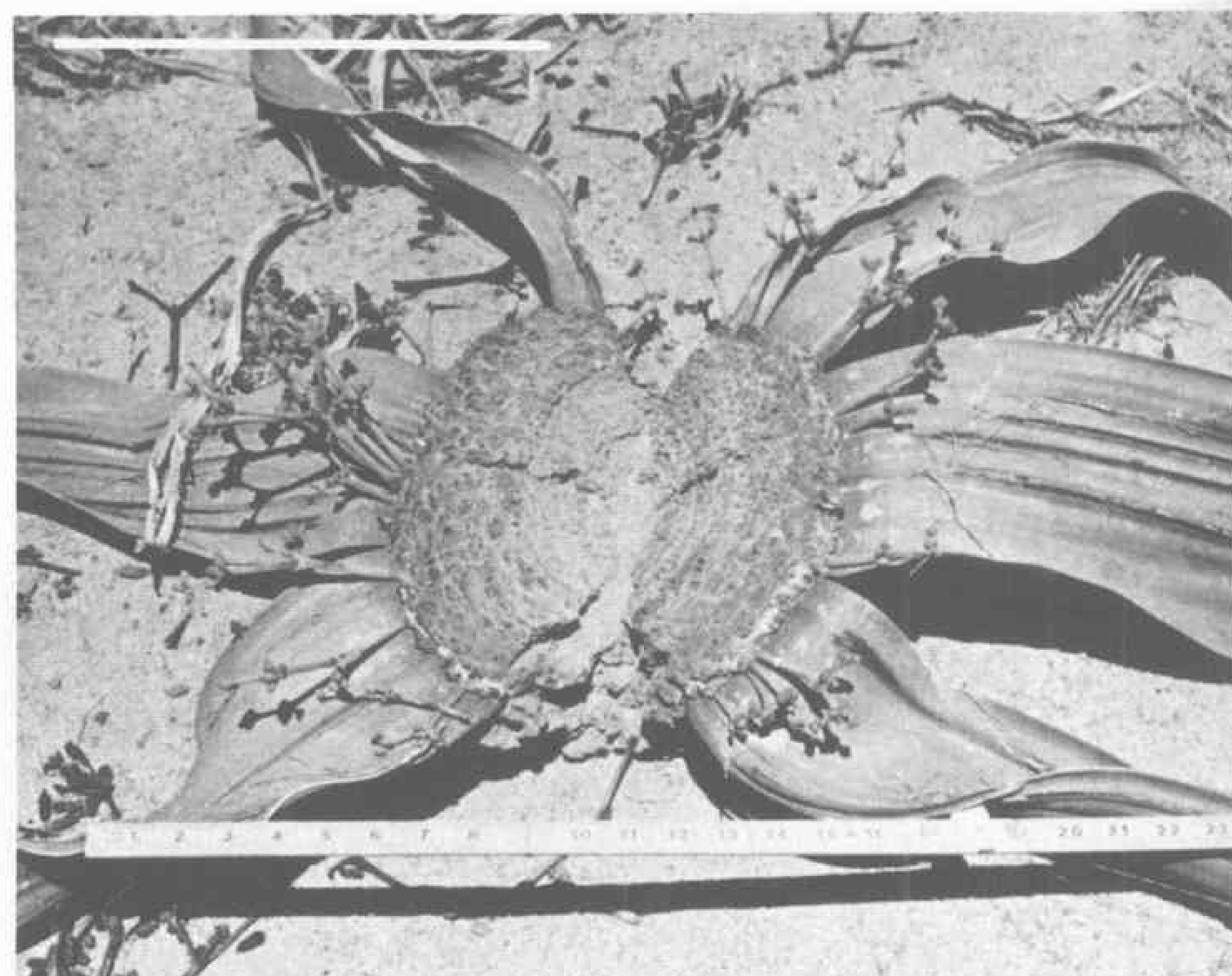
Los gnetófitos se parecen a las plantas con flores en muchos aspectos, habiéndose creído que constituían el eslabón perdido entre las coníferas y las angiospermas (Phylum Pl-9). En *Welwitschia,* el cono masculino contiene primordios seminales estériles, o sea, tiene partes femeninas. Ello sugiere que, como ocurre en muchos árboles con flores, las estructuras reproductivas funcionales femeninas y masculinas residían en el mismo individuo. Actualmente, sin embargo, se hallan siempre separadas.

El nombre del género *Welwitschia,* la planta aquí ilustrada, deriva del de su descubridor australiano, F. Welwitsch. En la actualidad, este género contiene sólo a una especie, *W. mirabilis,* que únicamente vive en los desiertos del sudoeste de África. Es una extraña, inconfundible planta, la cual, en su mayor parte se halla enterrada bajo el suelo arenoso. Sus larguísimas hojas (de hasta varios metros de longitud) son acintadas y se extienden por el suelo. El crecimiento de estas hojas es ininterrumpido; continúan creciendo en su punto de inserción durante toda la vida de la planta (que puede alcanzar los 100 años). Las hojas se insertan en el margen externo de un tallo leñoso en forma de taza, que sobresale sólo unos pocos centímetros por encima del suelo, y que puede llegar a tener un metro de ancho, según la edad del individuo. Debajo de la superficie, el tallo se transforma en una raíz que penetra en el sustrato hasta llegar al nivel freático. Tanto la raíz como el tallo sirven como órganos de almacenamiento de agua. Otras adaptaciones de los tejidos de las hojas y del tallo contribuyen a la acomodación de esta planta a estos áridos ambientes.

El género *Gnetum* contiene unas 30 especies de arbustos leñosos, enredaderas y árboles planifolios poco conocidos que se encuentran principalmente en los desiertos tropicales y en las montañas de Asia, África, América Central y del Sur.

El género *Ephedra* es el mejor conocido de los gnetófitos, y comprende unas 40 plantas de Eurasia y de América del Norte y del Sur, todas ellas arbustos de tallo articulado de altura inferior a los dos metros, y que pierden sus pequeñas hojas escamosas estacionalmente. Superficialmente, las efedras tienen cierto parecido con los achaparrados pinos portadores de piñas del desierto. Las efedras eran bien conocidas por los indígenas americanos como una fuente de harina y de té, y su valor medicinal se conoce desde hace unos 5000 años. En la actualidad, la droga vasoconstrictora efedrina, que se extrae de *E. sinica* y *E. equisetina* y que está relacionada con la epinefrina (adrenalina), se usa ampliamente en el tratamiento del asma, enfisema y alergia polínica.

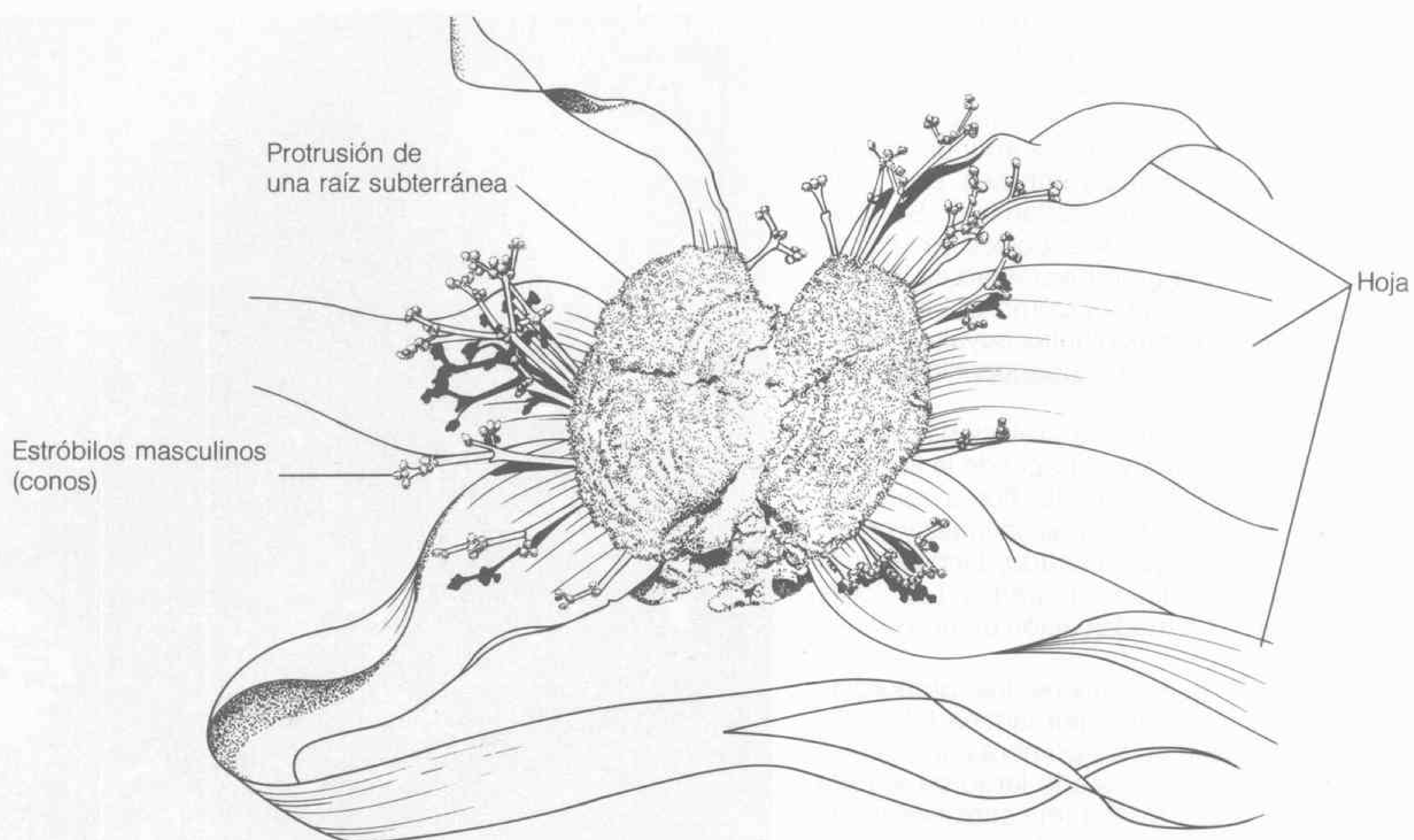
Se cree que estos tres géneros de gnetófitos sólo están remotamente relacionados entre ellos. *Welwitschia* evolucionó probablemente hace unos 300 millones de años a partir de plantas portadoras de conos anteriores a las coníferas actuales. Esta conclusión se basa en estudios palinológicos (de polen fósil) sobre especímenes datados de hace 280 millones de años.

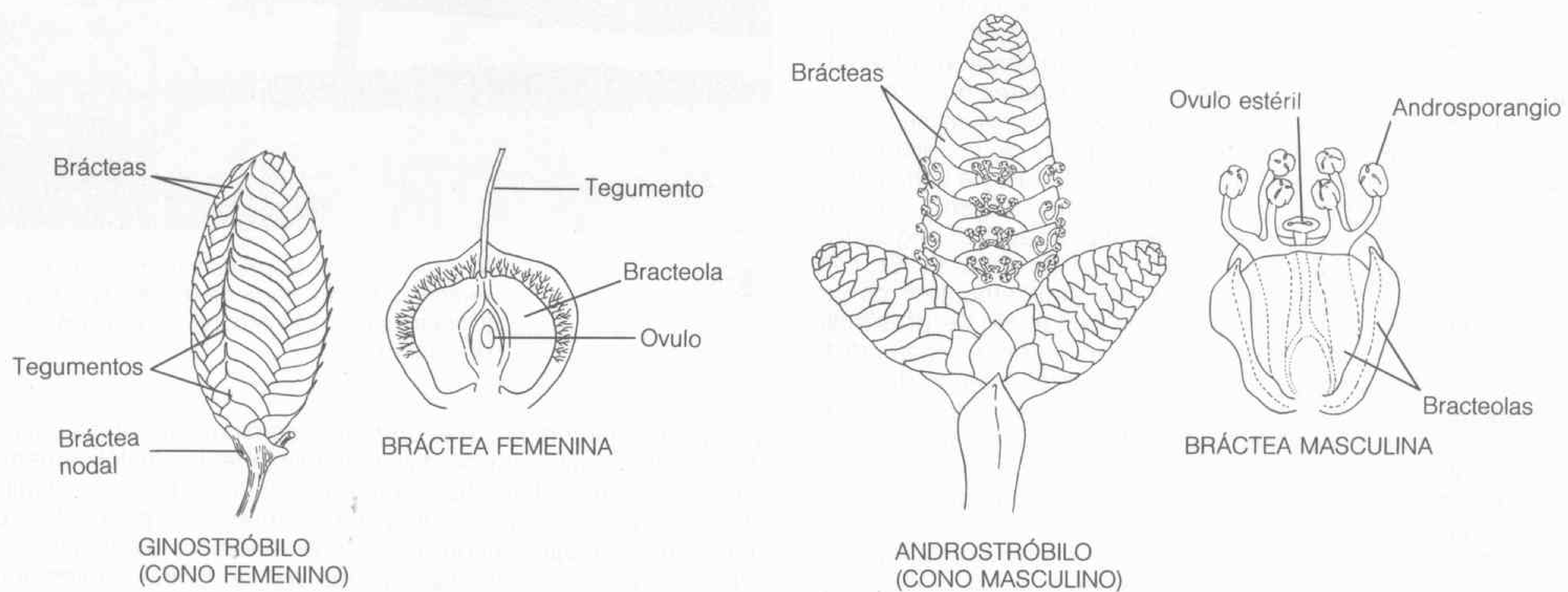




Un ejemplar de *Welwitschia mirabilis* de sexo masculino establecido en un desierto del sudoeste de África. Barra de referencia = 25 cm. (Fotografía por cortesía de E. S. Barghoorn; dibujo de la planta de I. Atema; dibujo de los conos de R. Golder.)




Protrusión de
una raíz subterránea
Hoja
Estróbilos masculinos
(conos)


Brácteas
Tegumentos
Bráctea
nodal
GINOSTRÓBILO
(CONO FEMENINO)
Tegumento
Bracteola
Ovulo
BRÁCTEA FEMENINA
Brácteas
ANDROSTRÓBILO
(CONO MASCULINO)
Ovulo estéril
Androsporangio
Bracteolas
BRÁCTEA MASCULINA

# Pl-9 Angiospermatófitos

## (Antófitos, magnoliófitos, plantas con flores

Del griego *angeion,* pequeño estuche; *sperma,* semilla; *phyton,* planta.

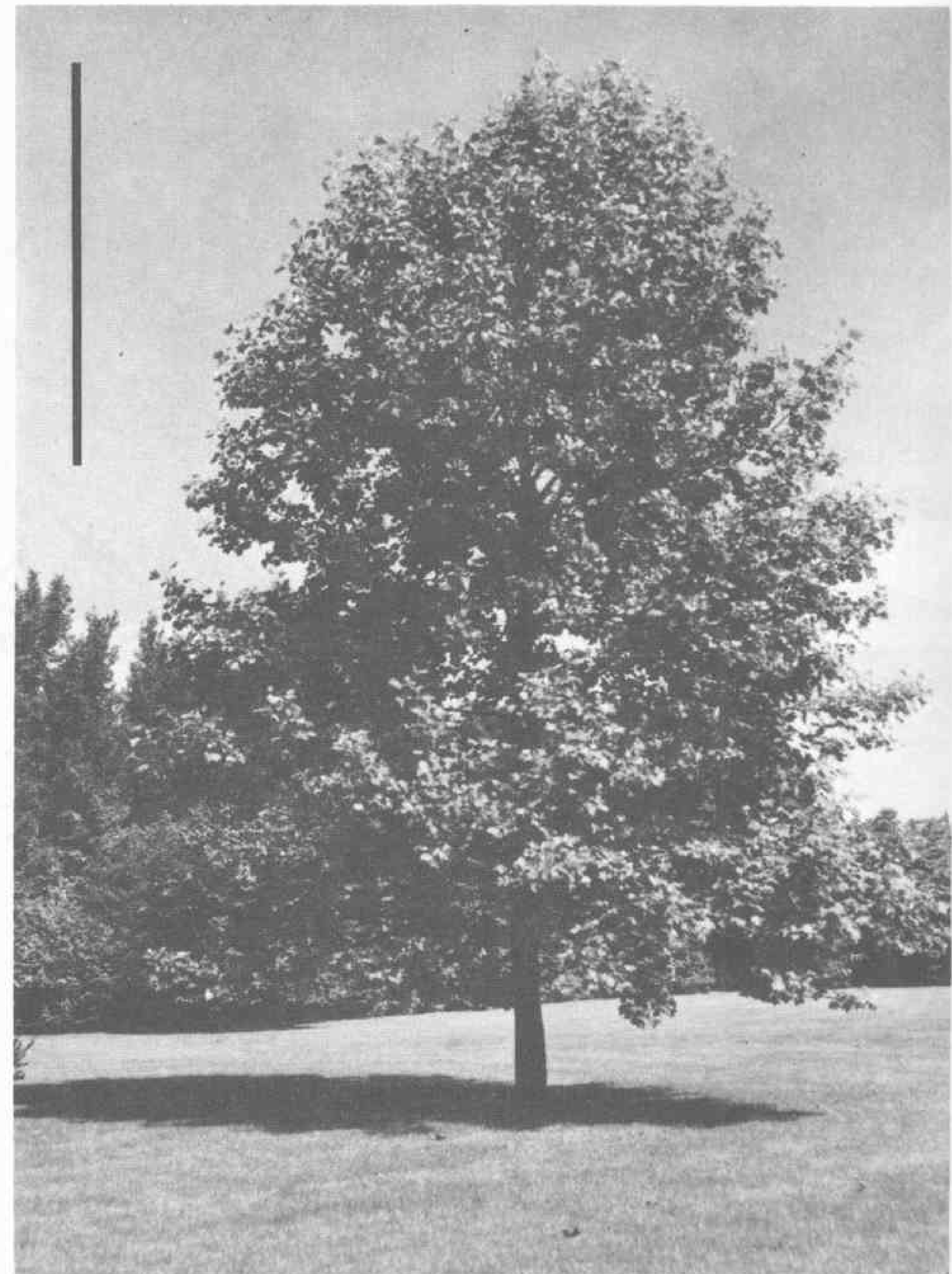
*Acer*
*Agave*
*Allium*
*Artocarpus*
*Avena*
*Beta*
*Brassica*
*Camellia*
*Chondodendron*
*Chrysanthemum*
*Cinchona*
*Cinnamomum*
*Cocos*
*Coffea*
*Colchicum*
*Datura*
*Daucus*
*Digitalis*
*Echinocactus*
*Elodea*
*Eucalyptus*
*Fagus*
*Glycine*
*Helianthus*
*Hevea*
*Hordeum*
*Ipomoea*
*Lemna*
*Lilium*
*Liriodendron*

Las plantas angiospermas son las reinas del mundo vegetal. Este *phylum* comprende a casi todos los árboles, arbustos y plantas herbáceas que producen flores y semillas. La relación evolutiva entre los miembros de este *phylum* se revela en la flor, su común sistema reproductivo. La diversidad y abundancia de las plantas con flores es verdaderamente asombrosa. Hay unas 230 000 especies agrupadas en más de 300 familias. Se cree que si hubieran más botánicos, el número de especies de angiospermas se aproximaría al millón. Esta gran diversidad es virtualmente inabarcable por una sola persona. ¿Cómo entonces se halla organizada? Jussieu distinguió unas plantas cuyas semillas carecen de hojas, de las que tienen una hoja (monocotiledóneas) y las que tienen dos (dicotiledóneas).

Las mejores claves para distinguir entre las relaciones de las angiospermas se basan en la estructura y el papel de la flor y en la morfología del fruto. Con el paso del tiempo las flores manifiestan determinadas tendencias evolutivas. Las más antiguas y primitivas, por ejemplo la flor del árbol aquí ilustrado, *Liriodendron tulipifera,* constan de un número indefinido de partes. Las flores surgieron, probablemente, como una modificación de un verticilo de megafilos u hojas.

El carpelo, la parte femenina que contiene los primordios seminales, es, en su forma más primitiva, una lámina foliar doblada. Los primordios seminales, que en las primeras angiospermas formaban, posiblemente, unas hileras a lo largo de la cara interior de los carpelos, han llegado a formar una asociación con los carpelos siguiendo vías evolutivas diferentes. Con el tiempo, los brotes foliares que formaban las distintas partes de la flor se acortaron y se fusionaron, de modo que, hoy en día, su disposición verticilada ya no es detectable en la mayoría de las especies. Probablemente, varios carpelos se fusionaron a medida que se progresaba evolutivamente hacia las flores más complejas. De hecho, la simetría radial de las flores primitivas se vio suplantada por una simetría bilateral en algunas de las plantas de aparición evolutiva más reciente. Gracias a estos, y a varios otros cambios morfológicos, se puede trazar bien el origen y la evolución en varias familias de plantas angiospermas. Las angiospermas son heterospóreas; forman dos tipos de esporas. En este *phylum,* la generación esporófita domina ampliamente y los gametófitos se han retraído al interior de la flor. No se presentan ni arquegonios ni anteridios. La formación de un gametófito masculino (microsporogénesis) ocurre en el interior de unos microsporangios (sacos polínicos contenidos en las anteras de la flor) que son tejidos del esporófito. El microgametófito es simplemente el grano de polen. Consiste en sólo tres células haploides, que dependen totalmente del tejido esporófito de la flor para su sustentación.

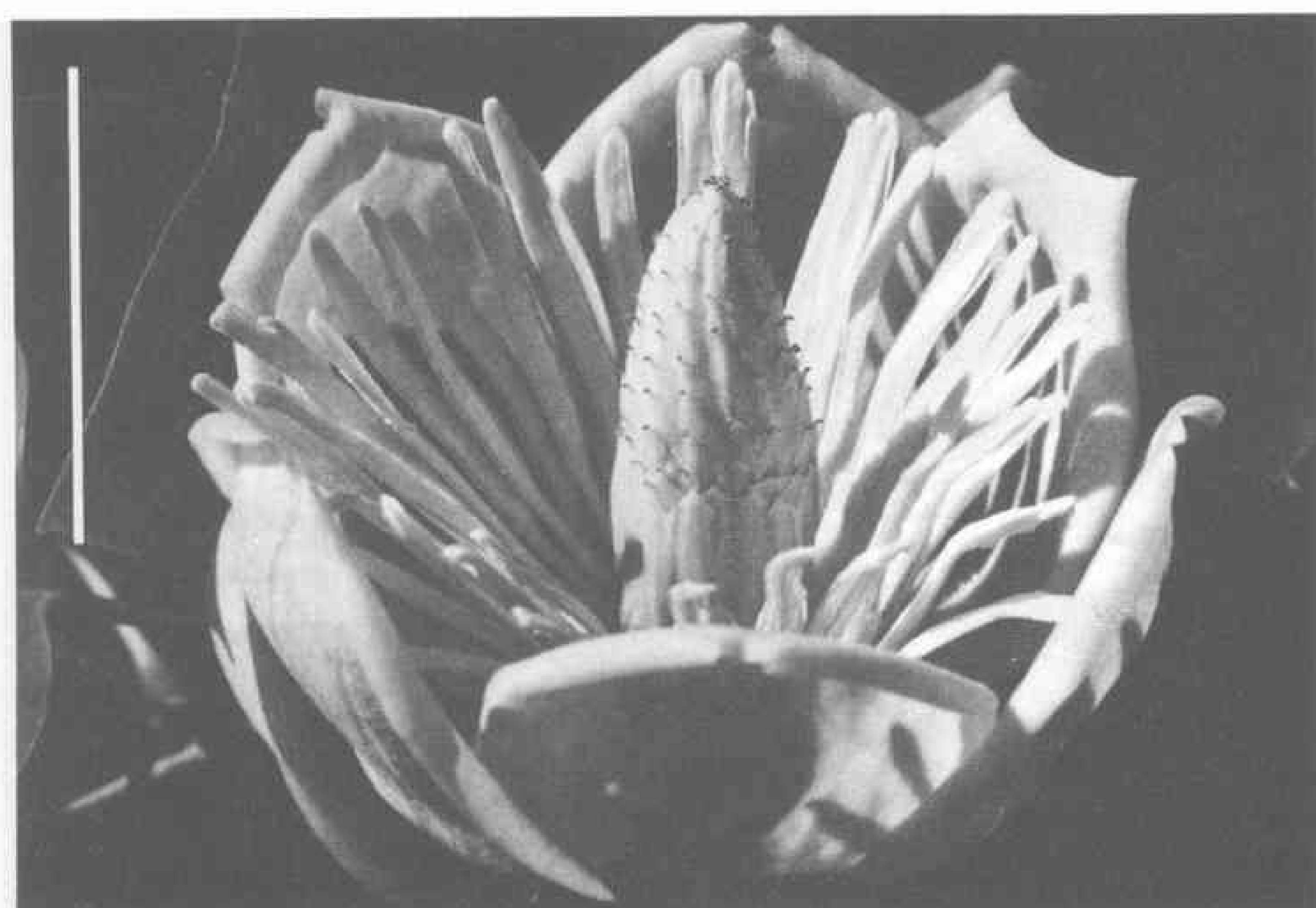
La formación de la generación gametofítica femenina (macrosporogénesis) también ocurre en el interior de la flor. Las células del primordio seminal en crecimiento constituyen la generación gametofítica femenina. En el primordio seminal, una única célula diploide (la megáspora) se divide meióticamente y mitóticamente para dar varias células haploides, una de las cuales constituirá el óvulo. Las demás sufren varias transformaciones para formar el gametófito femenino maduro o saco embriónico; los detalles del proceso son muy complejos y, aún así, son destacablemente uniformes en miles de plantas.





**A** *Liriodendron tulipifera* fotografiado en verano en Illinois. Barra de referencia = 5 m. (Cortesía de Arnold Arboretum, Harvard University.)



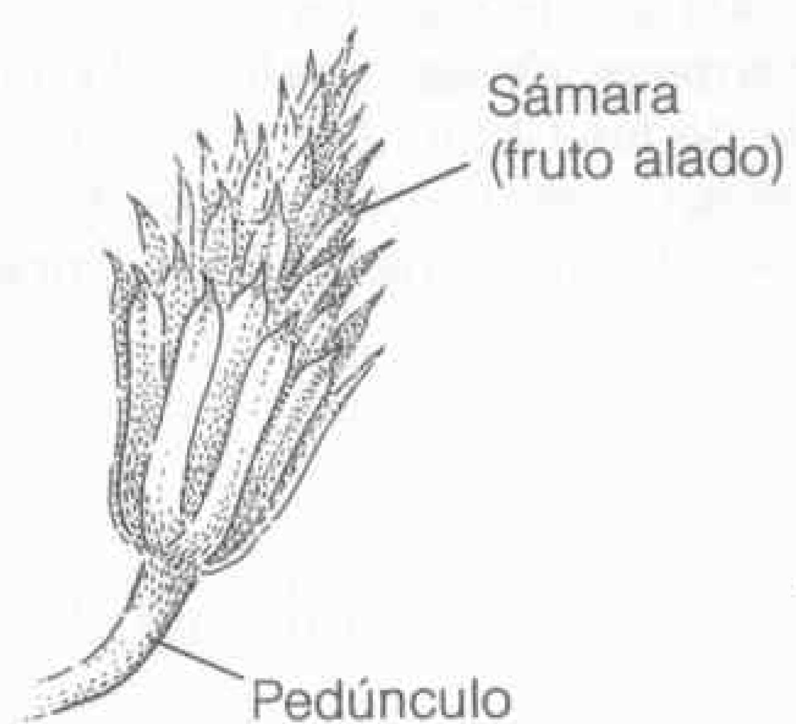




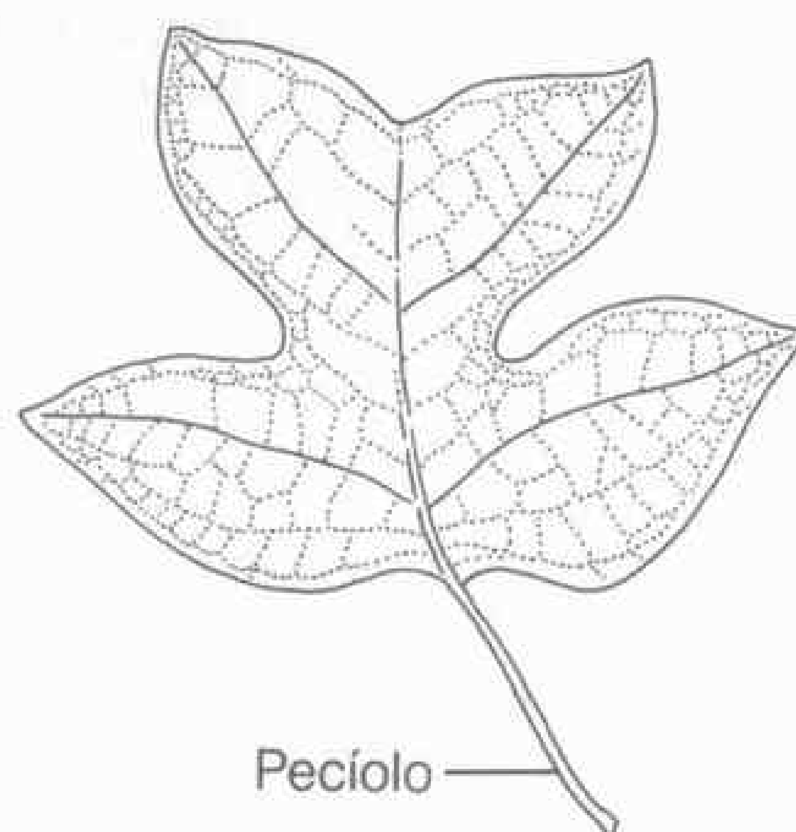
**B** Flor de *Liriodendron tulipifera.* Barra de referencia = 10 cm.



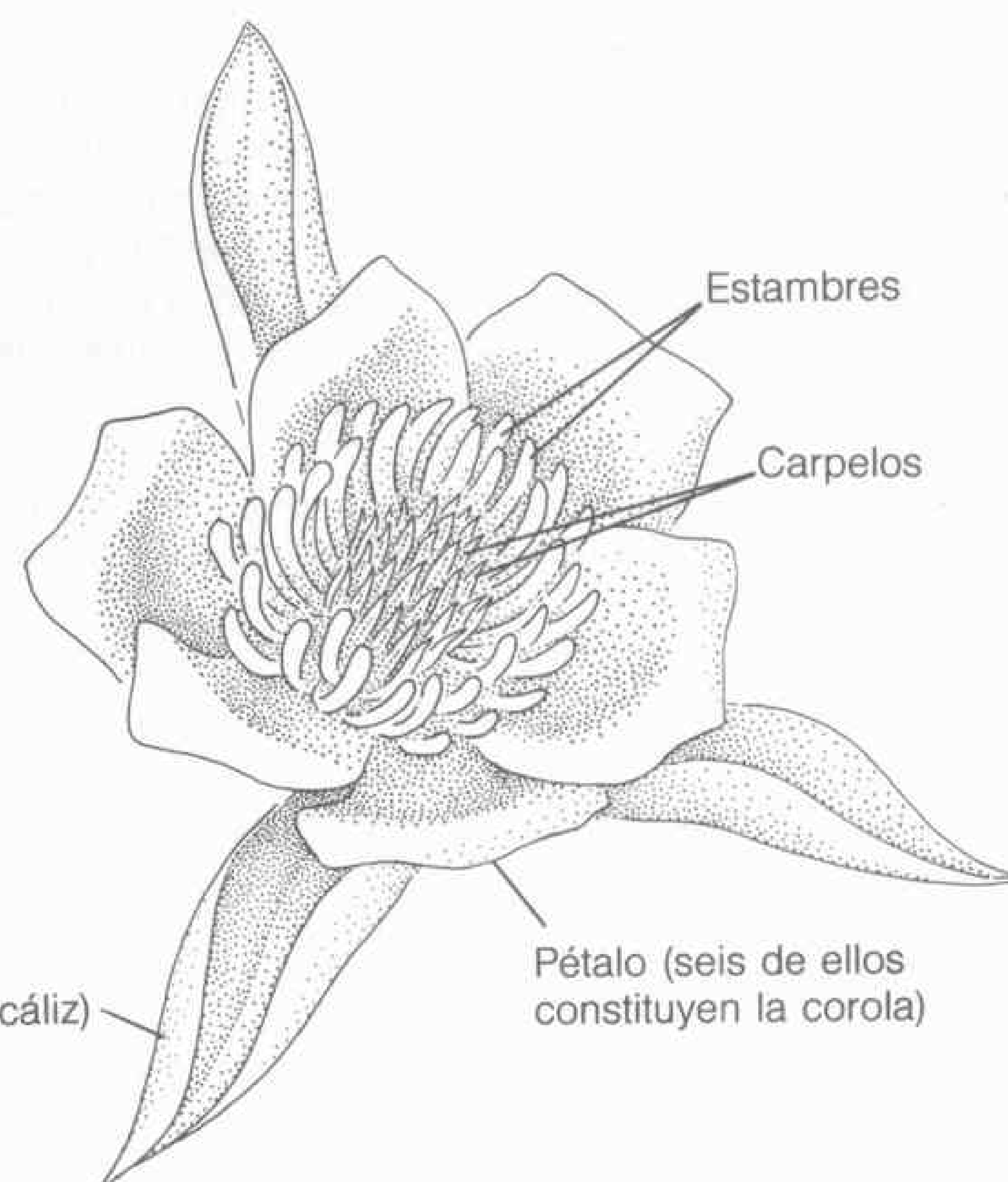

FLOR JOVEN




FRUTOS




HOJA




FLOR MADURA

**C** Fruto, flores y hoja de *Liriodendron tulipifera* (dibujos de L. Meszoly): flor joven (dibujo de R. Golder).

# Pl-9 Angiospermatófitos

*Magnolia*
*Manihot*
*Musa*
*Oryza*
*Phaseolus*
*Primula*
*Prunus*
*Quercus*
*Rauwolfia*
*Rosa*
*Saccharum*
*Solanum*
*Spiradella*
*Taraxacum*
*Theobroma*
*Tradescantia*
*Trifolium*
*Triticum*
*Tulipa*
*Vitis*
*Wolffia*
*Yucca*
*Zea*
*Zostera*

Un gametófito masculino, bajo la forma de un tubo polínico, penetra en el saco embriónico para fertilizar al núcleo del óvulo. así como a otros dos núcleos del saco embriónico. Esta doble fertilización produce desarrollo de un embrión diploide (esporófito) y de su triploide tejido de sostén, el endosperma.

Todo este desarrollo conduce a una de las mayores innovaciones evolutivas; la semilla angiosperma. Esta estructura, admirablemente recia y resistente, no sólo contiene al embrión, sino que también está dotada de un endosperma nutritivo. Además, el tejido diploide del organismo materno forma una cubierta, un tejido complejo preparado para resistir distintas contingencias según la especie. Algunas cubiertas de semillas necesitan el fuego o el haber recibido una herida para poder germinar. Otras han de haber sufrido un período de frío o incluso de congelación. Otras han de haber estado expuestas a una luz de una longitud de onda determinada.

Durante la primera mitad del período Cretácico, las plantas con flores conquistaron el mundo a partir de un origen aparentemente muy modesto. Hace setenta y cinco millones de años, los grandes bosques de helechos, coníferas, cicadófitos y ginkos retrocedieron para dejar paso libre a las angiospermas. A principios de la era Cenozoica, hace 70 millones de años, ya habían aparecido muchas familias e incluso géneros de las angiospermas de la actualidad. El dominio del reino de las plantas por las angiospermas se relaciona, ciertamente, con la evolución simultánea de los animales, especialmente, de los insectos (Phylum A-27) y de los cordados (Phylum A-32).





**D** *Aster novae-angliae,* un aster de Nueva Inglaterra, que prolifera en los prados y en los márgenes de las carreteras. Pertenece a la familia de las Compuestas, la mayor familia de las plantas. Barra de referencia = 1,5 cm. (Cortesía de W. Ormerod.)

# Bibliografía


## General

Britton, N. L. y A. Brown, *An illustrated flora of the northern United States and Canada,* 3 vols., Nueva York, Dover, 1970.
Fernald, M. L., *Gray's Manual of Botany,* 8.ª ed., Nueva York, American Book, 1950.
Raven, P. H., R. F. Evert y H. Curtis, *Biology of plants,* 2.ª ed., Nueva York, Worth, 1976.
Scagel, R. F., R. J. Bandoni, G. E. Rouse, W. B. Schofield, J. R., Stein y T.M. C. Taylor, *Plant diversity: An evolutionary approach,* Belmont (California), Wadsworth, 1969.

## Pl-1 Briófitos

Conard, H. S., *How to know the mosses and liverworts,* Dubuque (Iowa), W. C. Brown, 1956.
Schuster, R. M. *The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian,* 2 vols., Nueva York, Columbia University Press, 1966.
Smith, G. M., *Cryptogamic botany,* vol. 2: *Bryophytes and pteridophytes,* Nueva York, McGraw-Hill, 1955.

## Pl-2 Licopodófitos

Cobb, B., *A field guide to the ferns,* Boston, Houghton Mifflin, 1977.
Smith, G. M., *Cryptogamic botany,* vol. 2: *Bryophytes and pteridophytes,* Nueva York, McGraw-Hill, 1955.
Wherry, E. T., *The fern guide,* Garden City (Nueva York), Doubleday, 1961.

## Pl-3 Esfenófitos

Cobb, B., *A field guide to the ferns,* Boston, Houghton Mifflin, 1977.
Smith, G. M., *Cryptogamic botany,* vol. 2: *Bryophytes and pteridophytes,* Nueva York, McGraw-Hill, 1955.
Wherry, E. T., *The fern guide,* Garden City (Nueva York), Doubleday, 1961.

## Pl-4 Filicinófitos

Cobb, B., *A field guide to the ferns,* Boston, Houghton Mifflin, 1977.
Smith, G. M., *Cryptogamic botany,* vol. 2: *Bryophytes and pteridophytes,* Nueva York, McGraw-Hill, 1955.
Wherry, E. T., *The fern guide,* Garden City (Nueva York), Doubleday, 1961.

## Pl-5 Cicadófitos

Bold, H. C., *Morphology of plants,* Nueva York, Harper & Row, 1973.
Chamberlain, C. J., *Gymnosperms: Structure and evolution,* Nueva York, Dover, 1966.
Dallimore, W. y A. B. Jackson, *A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae,* 4.ª ed., Nueva York, rev. S. G. Harrison. St. Martin, 1966.
Greguss, P., *Xylotomy of the living cycards,* Budapest, Akademiai Kiado, 1968.

## Pl-6 Ginkófitos

Brockman, C. F., *Trees of the North America,* Nueva York, Golden Press, 1968.
Chamberlain, C. J., *Gymnosperms: Structure and evolution,* Nueva York, Dover, 1966.
Dallimore, W. y A. B. Jackson, *A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae,* 4.ª ed., Nueva York, rev. S. G. Harrison. St. Martin, 1966.
Sargent, C. S., *Manual of the trees of North America,* vol. 1 (2 vols.), Nueva York, Dover, 1961. Reimpresión de la edición de 1922, Boston, Houghton Mifflin.

## Pl-7 Coniferófitos

Chamberlain, C. J., *Gymnosperms: Structure and evolutio,* Nueva York, Dover, 1966.
Dallimore, W. y A. B. Jackson, *A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae,* 4.ª ed., Nueva York, rev. S. G. Harrison. St. Martin, 1966.

## Pl-8 Gnetófitos

Bold, H. C., *Morphology of plants,* 3.ª ed., Nueva York, Harper & Row, 1973.
Chamberlain, C. J., *Gymnosperms: Structure and evolutio,* Nueva York, Dover, 1966.
Hertrich, W., *Palms and cycads,* Alhambra (California), C. F. Braun, 1951.

## Pl-9 Angiospermatófitos

Brockman, C. F., *Trees of North America,* Nueva York, Golden Press, 1968.

Gleason,H. A., *The new Britton and Brown illustrated flora of the northeastern United States and adjacent Canada,* 3 vols., Nueva York, Hafner, 1968.

Rickett, H. W. (ed.), *Wildflowers of America,* Nueva York, Crown, 1963.

Symonds, G., *Shrub identification book,* Nueva York, William Morrow, 1963.

Symonds, G., *Tree identification book,* Nueva York, William Morrow, 1958.

# APÉNDICE

# Lista de géneros

Esta lista incluye todos los géneros mencionados en esta obra, así como algunos no mencionados. El nombre del género va acompañado por el del *phylum* al que pertenece, y, en muchos casos, por el nombre vulgar por el que es conocido.

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Abies* | Coniterophyta | Abeto |
| *Acanthamoeba* | Rhizopoda | |
| *Acantharia* | Actinopoda | |
| *Acanthocephalus* | Acanthocephala | |
| *Acanthocystis* | Actinopoda | |
| *Acanthogyrus* | Acanthocephala | |
| *Acanthometra* | Actinopoda | |
| *Acer* | Angiospermophyta | Arce |
| *Acetabularia* | Chlorophyta | |
| *Acetobacter* | Omnibacteria | |
| *Achlya* | Oomycota | |
| *Achnanthes* | Bacillariophyta | |
| *Acholeplasma* | Aphragmabacteria | |
| *Achromobacter (Alcaligenes)* | Omnibacteria | |
| *Acidaminococcus* | Bacterias fermentadoras | |
| *Acrasia* | Acrasiomycota | |
| *Actinobacillus* | Omnibacteria | |
| *Actinomyces* | Actinobacteria | |
| *Actinophrys* | Actinopoda | |
| *Actinosphaera* | Actinopoda | |
| *Actinosphaerium (Echinosphaerium)* | Actinopoda | |
| *Acytostelium* | Acrasiomycota | |
| *Adiantum* | Filicinophyta | Culantrillo de pozo |
| *Aerobacter* | Omnibacteria | |
| *Aerococcus* | Micrococci | |
| *Aeromonas* | Omnibacteria | |
| *Agardhiella* | Rhodophyta | |
| *Agaricus* | Basiomycota | Champiñón |
| *Agrobacterium* | Omnibacteria | |
| *Agave* | Angiospermophyta | Pita, ágave, maguey |
| *Alaria* | Phaeophita | |
| *Albertia* | Rotifera | |
| *Albugo* | Oomycota | |
| *Alcaligenes (Achromobacter)* | Omnibacteria | |
| *Alcyonidium* | Ectoprota | |
| *Alginobacter* | Omnibacteria | |
| *Alligator* | Chordata | Aligator |
| *Allium* | Angiospermophyta | Ajo, cebolla, puerro |
| *Allogromia* | Foraminifera | |
| *Allomyces* | Chytriomycota | |
| *Alternaria* | Deuteromycota | Enfermedad de la patata |
| *Alysiella* | Myxobacteria | |
| *Amanita* | Basidiomycota | Amanita, oronja, oronja verde, fasa oronja, |
| *Ambystoma* | Chordata | Salamandra tigre, salamandra marmórea, |
| *Amia* | Chordata | Amia |
| *Amoeba* | Rhizopoda | |
| *Amorphomyces* | Ascomycota | |
| *Amphidinium* | Dinoflagellata | |
| *Amphipleura* | Bacillariophita | |
| *Amphiporus* | Nemertina | |
| *Anabaena* | Cyanobacteria | |
| *Anacystis* | Cyanobacteria | |
| *Anaplasma* | Aphragmabacteria | |
| *Anas* | Chordata | Anade, azulón, cerceta |
| *Andraea* | Bryophita | |
| *Anemia* | Filicinophyta | |
| *Angiococcus* | Myxobacteria | |
| *Anisolpidium* | Hyphochytriomycota | |
| *Anopheles* | Arthropoda | Mosquito de la malaria |
| *Anser* | Chordata | Ansar, oca salvaje |
| *Anthoceros* | Bryophyta | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Antipathes* | Cnidaria | |
| *Aphanomyces* | Oomycota | |
| *Aphrodite* | Annelida | Ratón de mar |
| *Apis* | Arthropoda | |
| *Aplysia* | Mollusca | |
| *Apodachlya* | Oomycota | |
| *Aptenodytes* | Chordata | Pingüino emperador |
| *Apteryx* | Chordata | Kiwi |
| *Arachnoidiscus* | Bacillariophyta | |
| *Araucaria* | Coniferophyta | Araucaria, pehuén |
| *Arbacia* | Echinodermata | Erizo de mar negro |
| *Arca* | Mollusca | Arca |
| *Arcella* | Rhizopoda | |
| *Archangium* | Myxobacteria | |
| *Archilochus* | Chordata | Colibrí de garganta de rubí |
| *Architeuthis* | Mollusca | Calamar gigante |
| *Arcyria* | Myxomycota | |
| *Ardea* | Chordata | Garza real, garza imperial |
| *Argonauta* | Mollusca | Argonauta |
| *Argyrotheca* | Brachiopoda | |
| *Armillifera* | Pentastoma | |
| *Artemia* | Arthoropoda | |
| *Arthrobacter* | Actinobacteria | |
| *Arthromitus (Coleomitus)* | Bacterias fermentadoras | |
| *Artocarpus* | Angiospermophyta | Árbol del pan |
| *Ascaris* | Nematoda | Ascaris del hombre y del cerdo |
| *Ascophyllum* | Phaeophyta | |
| *Aspergillus* | Deuferomycota | Moho negro |
| *Aspidosiphon* | Sipuncula | |
| *Asplenium* | Filicinophyta | Culantrillo |
| *Astasia* | Euglenophyta | |
| *Asterias* | Echinodermata | Estrella de mar común del Atlántico Norte |
| *Asterionella* | Bacillariophyta | |
| *Asticcacaulis* | Omnibacteria | |
| *Atolla* | Cnidaria | Medusa coronada |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Atubaria* | Hemichordata | |
| *Austrognatharia* | Gnathostomulida | |
| *Avena* | Angiospermophyta | Avena |
| *Azolla* | Filicinophyta | Helecho de agua |
| *Azomonas* | Bacterias anaerobias fijadoras de nitrógeno | |
| *Azobacter* | Bacterias anaerobias fijadoras de nitrógeno | |
| *Babesia* | Apicomplexa | |
| *Bacillus* | Aeroendospora | |
| *Bacteroides* | Bacterias fermentadoras | |
| *Balaenoptera* | Chordata | Rorcual blanco, rorcual norteño, rorcual aliblanco |
| *Balanoglossus* | Hemichordata | |
| *Balantidium* | Ciliophora | |
| *Bambusina* | Gamophyta | |
| *Bangia* | Rhodophyta | |
| *Barbeyella* | Myxomycota | |
| *Barentsia* | Entoprocta | |
| *Bartonella* | Aphragmabacteria | |
| *Bathyspadella* | Chaetognatha | |
| *Batillipes* | Tardigrada | |
| *Batrachospermium* | Rhodophyta | |
| *Bdellovibrio* | Pseudomonas | |
| *Beggiatoa* | Myxobacteria | |
| *Beijerinckia* | Bacterias anaerobias fijadoras de nitrógeno | |
| *Beneckea* | Omnibacteria | |
| *Beroe* | Ctenophora | Dedal |
| *Beta* | Angiospermophyta | Acelga, remolacha, espinaca |
| *Biddulphia* | Bacillariophyta | |
| *Blakeslea* | Zygomycota | |
| *Blastocladiella* | Chytridiomycota | |
| *Blastocrithidia* | Zoomastigina | |
| *Blatta* | Arthropoda | Cucaracha oriental |
| *Blepharisma* | Ciliophora | |
| *Bodo* | Zoomastigina | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Boletus* | Basidiomycota | Boleto comestible, boleto bovino, boleto anillado, boleto de Satanás |
| *Bolinopsis* | Ctenophora | |
| *Bombyx* | Arthropoda | |
| *Bonellia* | Echiura | |
| *Borrelia* | Spirochaetae | |
| *Bos* | Chordata | Vaca, buey, toro, cebú, yak, banteng, gaur |
| *Botrychium* | Filicinophyta | Lunaria |
| *Botrydiopsis* | Xanthophyta | |
| *Botrydium* | Xanthophyta | |
| *Botryococcus* | Xanthophyta | |
| *Bowenia* | Cycadophyta | |
| *Brachionus* | Rotifera | |
| *Bradypus* | Chordata | Perezoso tridáctilo |
| *Branchioceranthus* | Cnidaria | |
| *Branchiostoma* | Chordata | Anfioxo |
| *Brassica* | Angiospermophyta | Col. coliflor, nabo, mostaza negra |
| *Brucella* | Omnibacteria | |
| *Bryopsis* | Chlorophyta | |
| *Bryum* | Bryophyta | |
| *Bubalus* | Chordata | Búfalo acuático, anoa, tamarao |
| *Búbo* | Chordata | Búho real |
| *Bufo* | Chordata | Sapo común, sapo corredor |
| *Bugula* | Ectoprocta | |
| *Busycon* | Mollusca | |
| *Buteo* | Chordata | Ratonero |
| *Buxbaumia* | Bryophyta | |
| *Caenorhabditis* | Nematoda | |
| *Calanus* | Arthropoda | Copépodo |
| *Calcidiscus* | Haptophyta | |
| *Calciosolenia* | Haptophyta | |
| *Calicium* | Mycophycophyta | |
| *Callophyllis* | Rhodophyta | |
| *Calonympha* | Zoomastigina | |
| *Calvatia* | Basidiomycota | Bejín |
| *Calymmatobacterium* | Omnibacteria | |
| *Calypogeia* | Bryophyta | |
| *Calytrosphaera* | Haptophyta | |
| *Camellia* | Angiospermophyta | Camelia |
| *Camelus* | Chordata | Dromedario, camello |
| *Campyloderes* | Kinorhyncha | |
| *Candida* | Deuteromycota | Afta |
| *Canis* | Chordata | Perro, lobo, coyote, chacal, dingo |
| *Canteriomyces* | Hyphochytriomycota | |
| *Cantharellus* | Basidiomycota | Rebozuelo, cabrilla |
| *Carchesium* | Ciliophora | |
| *Cardiobacterium* | Omnibacteria | |
| *Carrpos* | Bryophyta | |
| *Casuarius* | Chordata | Casuario |
| *Cateria* | Kinorhyncha | |
| *Caulerpa* | Chlorophyta | |
| *Caulobacter* | Omnibacteria | |
| *Cavia* | Chordata | Conejillo de Indias, cobaya |
| *Cedrus* | Coniferophyta | Cedro del Atlas, cedro del Líbano |
| *Cellulomonas* | Actinobacteria | |
| *Centroderes* | Kinorhyncha | |
| *Centropyxis* | Rhizopoda | |
| *Cepedea* | Zoomastigina | |
| *Cephalobaena* | Pentastoma | |
| *Cephalodiscus* | Hemichordata | |
| *Cephalothamnion* | Zoomastigina | |
| *Cephalothrix* | Nemertina | |
| *Ceratiomyxa* | Myxomycota | |
| *Ceratium* | Dinoflagellata | |
| *Ceratomyxa* | Cnidosporidia | |
| *Ceratozamia* | Cycadophyta | |
| *Cerebratulus* | Nemertina | |
| *Cerotocystis* | Ascomycota | Enfermedad holandesa del olmo |
| *Cestum* | Ctenophora | |
| *Chaetocladium* | Zygomycota | |
| *Chaetomium* | Ascomycota | |
| *Chaetomorpha* | Chlorophyta | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Chaetonotus* | Gastrotricha | |
| *Chaetopterus* | Annelida | |
| *Challengeron* | Actinopoda | |
| *Chamaesiphon* | Cyanobacteria | |
| *Chantransia* | Rhodophyta | |
| *Chara* | Chlorophyta | Carácea |
| *Characiopsis* | Xanthophyta | |
| *Chilomonas* | Cryptophyta | |
| *Chironomus* | Arthropoda | |
| *Chlamydia* | Omnibacteria | |
| *Chlamydomonas* | Chlorophyta | |
| *Chlamydomyxa* | Labyrinthulamycota | |
| *Chlorarachnion* | Rhizopoda | |
| *Chlorella* | Chlorophyta | |
| *Chloridella* | Xanthophyta | |
| *Chlorobium* | Bacterias fotosintéticas anaerobias | |
| *Chlorococcum* | Chlorophyta | |
| *Chlorodesmis* | Chlorophyta | |
| *Chloroflexus* | Bacterias fotosintéticas anaerobias | |
| *Chloropseudomonas* | Bacterias fotosintéticas anaerobias | |
| *Chandodendron* | Angiospermophyta | |
| *Chondrococcus* | Myxobacteria | |
| *Chondromyces* | Myxobacteria | |
| *Chondrus* | Rhodophyta | Musgo de Irlanda, musgo perlado |
| *Chorda* | Phaeophyta | |
| *Chordaria* | Phaeophyta | |
| *Chordeiles* | Chordata | Chotacabras americano común |
| *Chordodes* | Nematomorpha | |
| *Chordodiolus* | Nematomorpha | |
| *Chromatium* | Bacterias fotosintéticas anaerobias | |
| *Chromobacterium* | Omnibacteria | |
| *Chromogaster* | Rotifera | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Chromulina* | Chrysophyta | |
| *Chroococcus* | Cyanobacteria | |
| *Chroomonas* | Cryptophyta | |
| *Chrysanthemum* | Angiospermophyta | Margarita, matricaria, crisantemo, botón de oro |
| *Chrysarachnion* | Rhizopoda | |
| *Chrysemys* | Chordata | Tortuga pintada |
| *Chrysobotrys* | Chrysophyta | |
| *Chrysocapsa* | Chrysophyta | |
| *Chrysochromulina* | Haptophyta | |
| *Chytria* | Chytriomycota | |
| *Cinchona* | Angiospermophyta | Quino |
| *Cinnamomum* | Angiospermophyta | Canela de Ceilán, canela de China, alcanfor |
| *Ciona* | Chordata | |
| *Citrobacter* | Omnibacteria | |
| *Cladochytrium* | Chytridiomycota | |
| *Cladonia* | Mycophycophyta | Líquen de los renos |
| *Cladophora* | Chlorophyta | |
| *Clastoderma* | Myxomycota | |
| *Clathrulina* | Actinopoda | |
| *Clavaria* | Basidiomycota | Mano de mortero, manecitas |
| *Claviceps* | Ascomycota | Cornezuelo del centeno |
| *Clevelandina* | Spirochaetae | |
| *Closterium* | Gamophyta | |
| *Clostridium* | Bacterias fermentadoras | Bacilo del botulismo |
| *Clypeoseptoria* | Deuteromycota | |
| *Coccidia* | Apicomplexa | |
| *Coccolithus* | Haptophyta | |
| *Coccomyxa* | Cnidosporidia | |
| *Cochlonema* | Zygomycota | |
| *Cocos* | Angiospermophyta | Coco |
| *Codium* | Chlorophyta | |
| *Coelomomyces* | Chytridiomycota | |
| *Coeloplana* | Ctenophora | |
| *Coelospora* | Apicomplexa | |
| *Coenonia* | Acrasiomycota | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Coffea* | Angiospermophyta | Café |
| *Colacium* | Euglenophyta | |
| *Colaptes* | Chordata | |
| *Colchicum* | Angiospermophyta | Cóquico |
| *Colius* | Chordata | Pájaro ratón |
| *Collema* | Mycophycophyta | |
| *Collozoum* | Actinopoda | |
| *Columba* | Chordata | Paloma común, paloma torcaz, paloma zurita |
| *Comatricha* | Myxomycota | |
| *Conidiobolus* | Zygomycota | |
| *Coniocybe* | Mycophycophyta | |
| *Conocephalum* | Bryophyta | |
| *Conochilus* | Rotifera | |
| *Conocyema* | Mesozoa | |
| *Conus* | Mollusca | Como |
| *Corallina* | Rhodophyta | |
| *Corallium* | Cnidaria | Coral rojo |
| *Corvus* | Chordata | Cuervo, corneja, graja, grajilla |
| *Corynebacterium* | Actinobacteria | |
| *Coscinodiscus* | Bacillariophyta | |
| *Cosmarium* | Gamophyta | |
| *Cowdria* | Aphragmabacteria | |
| *Coxiella* | Omnibacteria | |
| *Crania* | Brachiopoda | |
| *Craspedacusta* | Cnidaria | |
| *Crepidula* | Mollusca | Zueco, seba |
| *Cristatella* | Ectoprocta | |
| *Cristispira* | Spirochaetae | |
| *Crithidia* | Zoomastigina | |
| *Cronartium* | Basidiomycota | Roya del pino blanco americano |
| *Crotalus* | Chordata | Serpiente de cascabel, crótalo |
| *Crucibulum* | Basidiomycota | Crucíbulo común |
| *Cryptochiton* | Mollusca | Quitón |
| *Cryptocercus* | Arthropoda | Cucaracha de la madera |
| *Cryptococcus* | Deuteromycota | |
| *Cryptomeria* | Coniferophyta | Criptomeria japonesa |
| *Cryptomonas* | Cryptophyta | |
| *Cryptosporium* | Deuteromycota | |
| *Ctenoplana* | Ctenophora | |
| *Cucumaria* | Echinodermata | Pepino de mar, holoturia, |
| *Cupelopagis* | Rotifera | |
| *Cupressus* | Coniferophyta | Ciprés |
| *Cyanea* | Cnidaria | |
| *Cyanomonas* | Cryptophyta | |
| *Cyathea* | Filicinophyta | Helecho arborescente |
| *Cyathomonas* | Cryptophyta | |
| *Cyathus* | Basidiomycota | |
| *Cycas* | Cycadophyta | Palma de sagú, sagú del Japón |
| *Cyclotella* | Bacillariophyta | |
| *Cygnus* | Chordata | Cisne mudo, cisne cantor, cisne trompetero |
| *Cylindrocapsa* | Chlorophyta | |
| *Cylindrocystis* | Gamophyta | |
| *Cymbella* | Bacillariophyta | |
| *Cynocephalus* | Chordata | Galeopiterco, colugo |
| *Cystodinium* | Dinoflagellata | |
| *Cytophaga* | Myxobacteria | |
| *Dactylopodola* | Gastrotricha | |
| *Dallinella* | Brachiopoda | |
| *Daphnia* | Arthropoda | Pulga de agua |
| *Dasya* | Rhodophyta | |
| *Datura* | Angiospermophyta | Estramonio |
| *Daucus* | Angiospermophyta | Zanahoria |
| *Deltotrichonympha* | Zoomastigina | |
| *Dendrohyrax* | Chordata | Damán arbóreo |
| *Dendrosfomum* | Spincula | |
| *Dennstaedtia* | Filicinophyta | |
| *Dentallum* | Mollusca | Diente de elefante |
| *Derbesia* | Chlorophyta | |
| *Dermocarpa* | Cyanobacteria | |
| *Derxia* | Bacterias anaerobias fijadoras de nitrógeno | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Desmarella* | Zoomastigina | |
| *Desmidium* | Gamophyta | |
| *Desulfotomaculum* | Thiopneutes | |
| *Desulfovibrio* | Thiopneutes | |
| *Desulfuromonas* | Thiopneutes | |
| *Devescovina* | Zoomastigina | |
| *Diatoma* | Bacillariophyta | |
| *Dicksonia* | Filicinophyta | Helecho arborescente |
| *Dictydium* | Myxomycota | |
| *Dictyostelium* | Acrasiomycota | |
| *Dictyota* | Phaeophyta | |
| *Dictyuchus* | Oomycota | |
| *Dicyema* | Mesozoa | |
| *Dicyemennea* | Mesozoa | |
| *Diderma* | Mysomycota | |
| *Didinium* | Ciliophora | |
| *Didymium* | Myxomycota | |
| *Diffugia* | Rhizopoda | |
| *Digitalis* | Angiospermophyta | Digital |
| *Dileptus* | Ciliophora | |
| *Dinema* | Euglenophyta | |
| *Dinobryon* | Chrysophyta | |
| *Dinothrix* | Dinoflagellata | |
| *Dioctophyme* | Nematoda | |
| *Dioon* | Cycadophyta | |
| *Diplocalyx* | Spirochaetae | |
| *Diplococcus* | Bacterias fermentadoras | |
| *Diplolaimella* | Nematoda | |
| *Diplosoma* | Chordata | |
| *Dipylidium* | Platelmintos | Tenia de doble poro |
| *Discorbis* | Foraminifera | |
| *Discosphaera* | Haptophyta | |
| *Distigma* | Euglenophyta | |
| *Doris* | Mollusca | Babosa de mar (nudibranquio) |
| *Dracunculus* | Nematoda | |
| *Drosophila* | Arthopoda | Mosca del vinagre |
| *Dryopteris* | Filicinophyta | Helecho macho |
| *Dugesia* | Platelmintos | Planaria de laboratorio |
| *Dunaliella* | Chlorophyta | |
| *Echinarachnius* | Echinodermata | |
| *Echiniscoides* | Tardigrada | |
| *Echiniscus* | Tardigrada | |
| *Echinocactus* | Angiospermophyta | Asiento de la suegra |
| *Echinochrysis* | Chrysophyta | |
| *Echinococcus* | Platelmintos | Tenia del perro, tenia hidatídica. |
| *Echinoderes* | Kinorhyncha | |
| *Echinorhynchus* | Acanthocephala | |
| *Echinosphaerium (Actinosphaerium)* | Actinopoda | |
| *Echinostelium* | Myxomycota | |
| *Echiuris* | Echiura | |
| *Ectocarpus* | Phaeophyta | |
| *Edwardsiella* | Omnibacteria | |
| *Ehrlichia* | Aphragmabacteria | |
| *Eimeria* | Apicomplexa | |
| *Elephas* | Chordata | Elefante asiático |
| *Ellipsoidion* | Eustigmatophyta | |
| *Elodea* | Angiospermophyta | Elodea |
| *Eliphidium* | Foraminifera | |
| *Elsinoe* | Ascomycota | |
| *Embata* | Rotifera | |
| *Emiliania* | Haptophyta | |
| *Emplectonema* | Nemertina | |
| *Encephalartos* | Cycadophyta | |
| *Encephalitazoan* | Cnidosporidia | |
| *Endocochlus* | Zygomycota | |
| *Endogone* | Zygomycota | Hongo endomicorrícico |
| *Entamoeba* | Rhizopoda | Ameba de la disentería |
| *Enterobacter* | Omnibacteria | |
| *Enterobius* | Nematoda | Oxiuro, lombriz intestinal |
| *Enteromorpha* | Chlorophyta | |
| *Entophysalis* | Cyanobacteria | |
| *Ephedra* | Gnetophyta | Efedra |
| *Epipyxis* | Chrysophyta | |
| *Equisetum* | Sphenophyta | Cola de caballo |
| *Equus* | Chordata | Caballo, asno, mula, onagro, cebra |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Erwinia* | Omnibacteria | |
| *Erythrocladia* | Rhodophyta | |
| *Erythrotrichia* | Rhodophyta | |
| *Escherichia* | Omnibacteria | Bacteria del colon |
| *Eucalyptus* | Angiospermophyta | Eucalipto |
| *Eubacterium* | Bacterias fermentadoras | |
| *Euchlanis* | Rotifera | |
| *Euchlora* | Ctenophora | |
| *Euglena* | Euglenophyta | |
| *Eukrohnia* | Chaetognatha | |
| *Eunice* | Annelida | Gusano de sangre |
| *Eunotia* | Bacillariophyta | |
| *Euphasia* | Arthropoda | Krill |
| *Euplectella* | Porifera | |
| *Euplotes* | Ciliophora | |
| *Fagus* | Angiospermophyta | Haya |
| *Fasciola* | Platelmintos | Duela del cordero, duela de la vaca |
| *Felis* | Chordata | Gato, gato montés, puma, ocelote, jaguarundi, serval |
| *Ferrobacillus* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Flavobacterium* | Omnibacteria | |
| *Flexibacter* | Myxobacteria | |
| *Flexithrix* | Myxobacteria | |
| *Floscularia* | Rotifera | |
| *Fomes* | Basidiomycota | Yesquero |
| *Fossombronia* | Bryophyta | |
| *Fragilaria* | Bacillariophyta | |
| *Frankia* | Actinobacteria | Bacteria de los nódulos radiculares |
| *Fredericella* | Ectoprocta | |
| *Fregata* | Chordata | Fragata, rabihorcado |
| *Fritschiella* | Chlorophyta | |
| *Frullania* | Bryophyta | |
| *Fucus* | Phaeophyta | Carballón, sargaso vejigoso, encina marina |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Fulica* | Chordata | Focha |
| *Fuligo* | Myxomycota | |
| *Funaria* | Bryophyta | |
| *Fundulus* | Chordata | |
| *Fusarium* | Deuteromycota | |
| *Fusobacterium* | Bacterias fermentadoras | |
| *Fusulina* | Foraminifera | |
| *Gadus* | Chordata | Bacalao |
| *Gaffkya* | Micrococci | |
| *Gallus* | Chordata | Gallo |
| *Gavia* | Chordata | Colimbo |
| *Gastrodes* | Ctenophora | |
| *Gastrostyla* | Ciliophora | |
| *Geastrum* | Basidiomycota | Estrella de tierra |
| *Gelidium* | Rhodophyta | |
| *Genicularia* | Gamophyta | |
| *Gephyrocapsa* | Haptophyta | |
| *Gelliodes* | Porifera | |
| *Geococcyx* | Chordata | Correcaminos |
| *Geonemerfes* | Nemertina | |
| *Geothallus* | Bryophyta | |
| *Geotrichum* | Deuteromycota | |
| *Giardia* | Zoomastigina | |
| *Gigantorhynchus* | Acanthocephala | |
| *Ginkgo* | Ginkgophyta | Ginko |
| *Glabratella* | Foraminifera | |
| *Glandiceps* | Hemichordata | |
| *Globigerina* | Foraminifera | |
| *Gloeocapsa* | Cyanobacteria | |
| *Glossobalanus* | Hemichordata | |
| *Glottidia* | Brachiopoda | |
| *Gluconobacter* | Omnibacteria | |
| *Glugea* | Cnidosporidia | |
| *Glycine* | Angiospermophyta | Soja |
| *Gnathostomula* | Gnathostomulida | |
| *Gnetum* | Gnetophyta | |
| *Golfingia* | Sipuncula | |
| *Gonatozygon* | Gamophyta | |
| *Goniotrichum* | Rhodophyta | |
| *Gonium* | Chlorophyta | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Gonyaulax* | Dinoflagellata | |
| *Gonyostomum* | Xanthophyta | |
| *Gordionus* | Nematomorpha | Gusano gordiano |
| *Gordius* | Nematomorpha | Gusano gordiano |
| *Gorilla* | Chordata | Gorila |
| *Grantia* | Porifera | Esponja bolsa |
| *Gregarina* | Apicomplexa | |
| *Guttulina* | Acrasiomycota | |
| *Guttulinopsis* | Acrasiomycota | |
| *Guyenotia* | Cnidosporidia | |
| *Gymnodinium* | Dinoflagellata | |
| *Haemophilus* | Omnibacteria | |
| *Haemoproteus* | Apicomplexa | |
| *Hafnia* | Omnibacteria | |
| *Haliclystus* | Cnidaria | |
| *Halicryptus* | Priapulida | |
| *Halimeda* | Chlorophyta | |
| *Haliotis* | Mollusca | Oreja de mar, peneira |
| *Halisarca* | Porifera | |
| *Halocynthia* | Chordata | Ascidia roja |
| *Halobacterium* | Pseudomonas | |
| *Halodiscus* | Rhizopoda | |
| *Halteria* | Ciliophora | |
| *Haplognathia* | Gnathostomulida | |
| *Haplomitrium* | Bryophyta | |
| *Haplosporidium* | Apicomplexa | |
| *Hartmannella* | Rhizopoda | |
| *Helianthus* | Angiospermophyta | Girasol, tupinambo |
| *Helicosporidium* | Cnidosporidia | |
| *Heliopora* | Cnidaria | Coral azul |
| *Helix* | Mollusca | Caracol común |
| *Hemiselmis* | Cryptophyta | |
| *Hemithyris* | Brachiopoda | |
| *Hemitrichia* | Myxomycota | |
| *Heptabrachia* | Pogonophora | |
| *Herpetomonas* | Zoomastigina | |
| *Herpetosiphon* | Myxobacteria | |
| *Heterodendron* | Xanthophyta | |
| *Heteronema* | Euglenophyta | |
| *Hevea* | Angiospermophyta | Arbol del caucho |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Hexamastix* | Zoomastina | |
| *Hildebrandia* | Rhodophyta | |
| *Hillea* | Cryptophyta | |
| *Hirudo* | Annelida | Sanguijuela medicinal europea |
| *Histomonas* | Zoomastigina | |
| *Histoplasma* | Deuteromycota | |
| *Hollandina* | Spirochaetae | |
| *Homo* | Chordata | Seres humanos |
| *Homeris* | Arthropoda | Bogavante |
| *Hordeum* | Angiospermophyta | Cebada |
| *Hyalodiscus* | Rhizopoda | |
| *Hyalotheca* | Gamophyta | |
| *Hydra* | Cnidaria | Hidra, hidra verde |
| *Hydrogenomonas* | Pseudomonas | |
| *Hydrurus* | Chrysophyta | |
| *Hyella* | Cyanobacteria | |
| *Hymenolepis* | Platelmintos | Tenia enana de los seres humanos y las ratas |
| *Hymenomonas* | Haptophyta | |
| *Hymenophyllum* | Filicinophyta | |
| *Hymenophytum* | Bryophyta | |
| *Hyphochytrium* | Hyphochytridiomycota | |
| *Hypnum* | Bryophyta | |
| *Hypsibius* | Tardigrada | |
| *Ichthyosporidium* | Cnidosporidia | |
| *Ikeda* | Echiura | |
| *Ipomoea* | Angiospermophyta | Batata, boniato, dondiego de día, maravilla |
| *Iridia* | Foraminifera | |
| *Isoachlya* | Oomycota | |
| *Isoetes* | Lycopodophyta | |
| *Isospora* | Apicomplexa | |
| *Joenia* | Zoomastigina | |
| *Juniperus* | Coniferophyta | Enebro, sabina |
| *Kalotermes* | Arthropoda | Termita de la madera seca |
| *Kickxella* | Zygomycota | |
| *Klebsiella* | Omnibacteria | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Krohnitta* | Chaetognatha | |
| *Labyrinthorhiza* | Labyrinthulamycota | |
| *Labyrinthula* | Labyrinthulamycota | |
| *Lacazella* | Brachiopoda | |
| *Lactobacillus* | Bacterias fermentadoras | |
| *Lagenidium* | Oomycota | |
| *Lamellisabella* | Pogonophora | |
| *Laminaria* | Phaeophyta | Correa, laminaria |
| *Lampea* | Ctenophora | |
| *Lamprothamnium* | Chlorophyta | Carácea |
| *Larix* | Coniferophyta | Alerce |
| *Latimeria* | Chordata | Celacanto |
| *Latrostium* | Hyphochytridiomycota | |
| *Leishmania* | Zoomastigina | |
| *Lejeunea* | Bryophyta | |
| *Lemanea* | Rhodophyta | |
| *Lemna* | Angiospermophyta | Lenteja de agua |
| *Leocarpus* | Myxomycota | |
| *Lepidodermella* | Gastrotricha | |
| *Lepidozia* | Bryophyta | |
| *Lepiota* | Basidiomycota | Apagador, lepiota |
| *Lepraria* | Mycophycophyta | |
| *Leptomonas* | Zoomastigina | |
| *Leptonema* | Spirochaetae | |
| *Leptorhynchoides* | Acanthocephala | |
| *Leptosomatum* | Nematoda | |
| *Leptospira* | Spirochaetae | Ictericia infecciosa |
| *Leptothrix* | Omnibacteria | |
| *Leptotrichia* | Bacterias fermentadoras | |
| *Lepus* | Chordata | Liebre europea |
| *Leuconostoc* | Bacterias fermentadoras | |
| *Leucosolenia* | Porifera | |
| *Licea* | Myxomycota | |
| *Lichenopora* | Ectoprocta | |
| *Lichenothrix* | Mycophycophyta | |
| *Lichina* | Mycophycophyta | |
| *Ligniera* | Plasmodiophoromycota | |
| *Lilium* | Angiospermophyta | Azucena, martagón |
| *Limenitis* | Arthropoda | Ninfa del bosque, ninfa mayor |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Limnodrilus* | Annelida | |
| *Limulus* | Arthropoda | Cacerola de las Molucas, cangrejo bayoneta |
| *Lineus* | Nemertina | Nemertino rojo |
| *Linguatula* | Pentastoma | |
| *Lingula* | Brachiopoda | |
| *Liriodendron* | Angiospermophyta | Tulipífero |
| *Lissoclinum* | Chordata | |
| *Lissomyema* | Echiura | |
| *Listriolobus* | Echiura | |
| *Lithacrosiphon* | Sipuncula | |
| *Lithothamnion* | Rhodophyta | |
| *Littorina* | Mollusca | Bígaro, caracolillo negro |
| *Llama* | Chordata | Llama, guanaco, alpaca |
| *Locusta* | Arthropoda | Langosta (ortóptero) |
| *Loligo* | Mollusca | Calamar común |
| *Loxosoma* | Entoprocta | |
| *Loxosomella* | Entoprocta | |
| *Lumbricus* | Annelida | Lombriz de tierra |
| *Lycogala* | Myxomycota | Cuesco de lobo |
| *Lycopodium* | Lycopodophyta | Licopodio |
| *Lyngbya* | Cyanobacteria | |
| *Maccabeus* | Priapulida | |
| *Macracanthorhynchus* | Acanthocephala | |
| *Macrobdella* | Annelida | Sanguijuela medicinal americana |
| *Macrobiotus* | Tardigrada | |
| *Macrocystis* | Phaeophyta | |
| *Macrodasys* | Gastrotricha | |
| *Macromonas* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Macrozamia* | Cycadophyta | |
| *Magnolia* | Angiospermophyta | Magnolia |
| *Malacobdella* | Nemertina | |
| *Mallomonas* | Chrysophyta | |
| *Manihot* | Angiospermophyta | Tapioca, mandioca, yuca |
| *Mannia* | Bryophyta | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Manus* | Chordata | Pangolín |
| *Marattia* | Filicinophyta | Helecho arborescente |
| *Marchantia* | Bryophyta | |
| *Marsilea* | Filicinophyta | |
| *Marsupella* | Bryophyta | |
| *Mayorella* | Rhizopoda | |
| *Megaceryle* | Chordata | Martín pescador gigante |
| *Megascolides* | Annelida | Lombriz de tierra gigante |
| *Megathura* | Annelida | Poliqueto polinoide |
| *Megathyris* | Brachiopoda | |
| *Melanoplus* | Arthropoda | Saltamontes |
| *Meleagris* | Chordata | Pavo |
| *Melosira* | Bacillariophyta | |
| *Membranipora* | Ectoprocta | |
| *Membranosorus* | Plasmodio-phoromycota | |
| *Mercenaria* | Mollusca | |
| *Mertensia* | Ctenophora | |
| *Mesocricetus* | Chordata | Hámster dorado |
| *Mesoperipatus* | Onychophora | |
| *Mesotaenium* | Gamophyta | |
| *Metabonellia* | Echiura | |
| *Metacrinus* | Echinodermata | |
| *Metadevescovina* | Zoomastigina | |
| *Metasequoia* | Coniferophyta | Metasecuoya |
| *Metatrichia* | Myxomycota | |
| *Methanobacillus* | Metanocreadoras | |
| *Methanobacterium* | Metanocreadoras | |
| *Methanococcus* | Metanocreadoras | |
| *Methanosarcina* | Metanocreadoras | |
| *Methylococcus* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Methylomonas* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Metridium* | Cnidaria | Actinia plumosa |
| *Micrasterias* | Gamophyta | |
| *Microciona* | Porifera | |
| *Micrococcus* | Micrococci | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Microcycas* | Cycadophyta | |
| *Microcyema* | Mesozoa | |
| *Microcystis* | Cyanobacteria | |
| *Micromonospora* | Actinobacteria | |
| *Miliola* | Foraminifera | Coral de fuego |
| *Millepora* | Cnidaria | |
| *Milnesium* | Tardigrada | |
| *Mischococcus* | Xanthophyta | |
| *Mnemiopsis* | Ctenophora | |
| *Monas* | Chrysophyta | |
| *Monilia* | Deuteromycota | |
| *Moniliformis* | Acanthocephala | |
| *Monoblepharis* | Chytridiomycota | |
| *Monocercomonas* | Zoomastigina | |
| *Monoclea* | Bryophyta | |
| *Monosiga* | Zoomastigina | |
| *Morchella* | Ascomycota | Colmenilla |
| *Mortierella* | Zygomycota | |
| *Mougeotia* | Gamophyta | |
| *Mucor* | Zygomycota | Moho del pan |
| *Murex* | Mollusca | Corneta, cañadilla, múrex |
| *Mus* | Chordata | Ratón doméstico |
| *Musa* | Angiospermophyta | Plátano, banano |
| *Musca* | Arthropoda | Mosca doméstica |
| *Mya* | Mollusca | Arola lisa, arola de arena |
| *Mycobacterium* | Actinobacteria | |
| *Mycococcus* | Actinobacteria | |
| *Mycoplasma* | Aphragmabacteria | |
| *Mycosphaella* | Ascomycota | |
| *Myotis* | Chordata | Murciélago ratero, murciélago ratonero |
| *Mytilus* | Mollusca | Mejillón |
| *Myxidium* | Cnidosporidia | |
| *Myxobolus* | Cnidosporidia | |
| *Myxococcus* | Myxobacteria | |
| *Myxostoma* | Cnidosporidia | |
| *Myzocytium* | Oomycota | |
| *Myzostoma* | Annelida | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Naegleria* | Zoomastigina | |
| *Nanognathia* | Gnathostomulida | |
| *Nautilus* | Mollusca | Nautilus |
| *Navicula* | Bacillariophyta | |
| *Necator* | Nematoda | Anquilostoma |
| *Nectonema* | Nematomorpha | |
| *Nectonemertes* | Nemertina | |
| *Neisseria* | Omnibacteria | |
| *Nemalion* | Rhodophyta | |
| *Nematochrysis* | Chrysophyta | |
| *Neoechinorhynchus* | Acanthocephala | |
| *Neohodgsonia* | Bryophyta | |
| *Neomenia* | Mollusca | |
| *Neopilina* | Mollusca | |
| *Neorickettsia* | Omnibacteria | |
| *Nephroselmis* | Cryptophyta | |
| *Nephtys* | Annelida | |
| *Nereis* | Annelida | Poliqueto |
| *Nereocystis* | Phaeophyta | |
| *Netrium* | Gamophyta | |
| *Neurospora* | Ascomycota | Moho rojo del pan |
| *Nitella* | Chlorophyta | Carácea |
| *Nitellopsis* | Chlorophyta | Carácea |
| *Nitrobacter* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Nitrocystis* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Nitrosococcus* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Nitrosogloea* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Nitrosolobus* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Nitrosomonas* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Nitrosospira* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Nocardia* | Actinobacteria | |
| *Noctiluca* | Dinoflagellata | |
| *Nodosaria* | Foraminifera | |
| *Noguchia* | Omnibacteria | |
| *Nosema* | Cnidosporidia | |
| *Nostoc* | Cyanobacteria | |
| *Notila* | Zoomastigina | |
| *Notommata* | Rotifera | |
| *Notosaria* | Brachiopoda | |
| *Numida* | Chordata | Pintada |
| *Nyctotherus* | Ciliophora | |
| *Obelia* | Cnidaria | |
| *Ochetostoma* | Echiura | |
| *Ochrolechia* | Mycophycophyta | |
| *Ochromonas* | Chrysophyta | |
| *Octomyxa* | Plasmodiophoromycota | |
| *Oedogonium* | Chlorophyta | |
| *Oikomonas* | Zoomastigina | |
| *Oikopleura* | Chordata | Tunicado |
| *Oligobrachia* | Pogonophora | |
| *Olpidium* | Chytridiomycota | |
| *Onchnesoma* | Sipuncula | |
| *Oocystis* | Chlorophyta | |
| *Ooperipatus* | Onychophora | |
| *Opalina* | Zoomastigina | |
| *Ophiocytium* | Xanthophyta | |
| *Ophioglossum* | Filicinophyta | Lengua de serpiente, lengua sepentina |
| *Ophiura* | Echinodermata | Ofiura |
| *Opisthocomus* | Chordata | Hoatzin |
| *Opisthopatus* | Onychophora | |
| *Opisthorchis* | Platelmintos | Trematodo chino del hígado |
| *Ornithorhynchus* | Chordata | Ornitorrinco |
| *Orycteropus* | Chordata | Cerdo hormiguero, oricteropo |
| *Oryctolagus* | Chordata | Conejo europeo, conejo doméstico |
| *Oryza* | Angiospermophyta | Arroz cultivado |
| *Oscillatoria* | Cyanobacteria | |
| *Osmunda* | Filicinophyta | Helecho real |
| *Ovis* | Chordata | Oveja doméstica, muflón, carnero de Marco Polo, carnero de Dall |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Oxymonas* | Zoomastigina | |
| *Pan* | Chordata | Chimpancé |
| *Pandorina* | Chlorophyta | |
| *Parachordodes* | Nematomorpha | |
| *Paracoccus* | Micrococci | |
| *Paracolobactrum* | Omnibacteria | |
| *Paragordius* | Nematomorpha | |
| *Paramecium* | Ciliophora | |
| *Paramoeba* | Rhizopoda | |
| *Paranemertes* | Nemertina | |
| *Parmelia* | Mycophycophyta | |
| *Pasteurella (Yersinia)* | Omnibacteria | Bacteria de la peste |
| *Pavo* | Chordata | Pavo real |
| *Pecten* | Mollusca | Vieira, concha de peregrino |
| *Pectinatella* | Ectoprocta | |
| *Pedicellina* | Entoprocta | |
| *Pedicellinopsis* | Entoprocta | |
| *Pediculus* | Arthropoda | Piojo humano |
| *Pelagophycus* | Phaeophyta | |
| *Pellia* | Bryophyta | |
| *Pelodera* | Nematoda | |
| *Pelodictyon* | Bacterias fotosintéticas anaerobias | |
| *Pelomyxa* | Caryoblastea | |
| *Penicillium* | Deuteromycota | Moho azul, moho verde |
| *Penicillus* | Chlorophyta | |
| *Penium* | Gamophyta | |
| *Peptococus* | Bacterias fermentadoras | |
| *Peptostreptococus* | Bacterias fermentadoras | |
| *Paranema* | Euglenophyta | |
| *Perichaena* | Myxomycota | |
| *Peridinium* | Dinoflagellata | |
| *Peripatopsis* | Onychophora | |
| *Peripatus* | Onychophora | Onicóforo |
| *Periplaneta* | Arthropoda | Cucaracha americana |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Peronospora* | Oomycota | |
| *Petromyzon* | Chordata | Lamprea de mar |
| *Phacus* | Euglenophyta | |
| *Phaeoceros* | Bryophyta | |
| *Phaeothamnion* | Chrysophyta | |
| *Phallus.* | Basidiomycota | Falo hediondo |
| *Phascolarctus* | Chordata | Koala |
| *Phascolion* | Sipuncula | |
| *Phascolopsis* | Sipuncula | |
| *Phaseolus* | Angiospermophyta | Judía |
| *Phasianus* | Chordata | Faisán |
| *Philodina* | Rotifera | |
| *Phoca* | Chordata | Foca común |
| *Phoronis* | Phoronida | |
| *Phoronopsis* | Phoronida | |
| *Photobacterium* | Omnibacteria | Bacteria luminiscente |
| *Phycomyces* | Zygomycota | |
| *Phylloglossum* | Lycopodophyta | |
| *Physarella* | Myxomycota | |
| *Physarum* | Myxomycota | |
| *Physcomitrium* | Bryophyta | |
| *Physalia* | Cnidaria | Carabela portuguesa |
| *Physoderma* | Chytridiomycota | |
| *Phytophthora* | Oomycota | |
| *Picea* | Coniferophyta | Pícea, abeto falso, abeto rojo |
| *Pillotina* | Spirochaetae | |
| *Pilobolus* | Zygomycota | Hongo de los excrementos |
| *Pinnularia* | Bacillariophyta | |
| *Pinus* | Coniferophyta | Pino piñonero, pino carrasco, pino silvestre, pino negro |
| *Pipetta* | Actinopoda | |
| *Pisaster* | Echinodermata | Estrella de mar |
| *Planaria* | Platyhelminthes | Planaria de agua dulce |
| *Planktoniella* | Bacillariophyta | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Planococcus* | Micrococci | |
| *Plasmodiophora* | Plasmodiophoromycota | |
| *Plasmodium* | Apicomplexa | Parásito de la malaria |
| *Plasmopara* | Oomycota | |
| *Platymonas* | Chlorophyta | |
| *Platyzoma* | Filicinophyta | |
| *Plectocolea* | Bryophyta | |
| *Plesiomonas* | Omnibacteria | |
| *Pleurobrachia* | Ctenophora | |
| *Pleurochloris* | Eustigmatophyta | |
| *Plumatella* | Ectoprocta | |
| *Pocheina* | Acrasiomycota | |
| *Podangium* | Myxobacteria | |
| *Podiceps* | Chordata | Somormujo, zampullín |
| *Podocarpus* | Coniferophyta | Podocarpo, leúque, manilihuán, maniú. |
| *Polyangium* | Myxobacteria | |
| *Polybrachia* | Pogonophora | |
| *Polyedriella* | Eustigmatophyta | |
| *Polykrikos* | Dinoflagellata | |
| *Polymorphus* | Acanthocephala | |
| *Polymyxa* | Plasmodiophoromycota | |
| *Polypodium* | Filicinophyta | Polipodio |
| *Polyporus* | Basidiomycota | Políporo |
| *Polysiphonia* | Rhodophyta | |
| *Polysphondylium* | Acrasiomycota | |
| *Polystichum* | Filicinophyta | |
| *Polytrichum* | Bryophyta | |
| *Pongo* | Chordata | Orangután |
| *Pontosphaera* | Haptophyta | |
| *Porocephalus* | Pentastoma | |
| *Porphyra* | Rhodophyta | |
| *Porphyridum* | Rhodophyta | |
| *Postelsia* | Phaeophyta | |
| *Prasinocladus* | Chlorophyta | |
| *Priapulus* | Priapulida | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Primula* | Angiospermophyta | Primavera, vellorita, manguito |
| *Proales* | Rotifera | |
| *Problognathia* | Gnathostomulida | |
| *Prochloron* | Chloroxybacteria | |
| *Procotyla* | Platelmintos | Planaria de agua dulce |
| *Propionibacterium* | Actinobacteria | |
| *Prorocentrum* | Dinoflagellata | |
| *Prorodon* | Ciliophora | |
| *Prostoma* | Nemertina | Nemertino de agua dulce |
| *Proteus* | Omnibacteria | |
| *Protococcus* | Chlorophyta | |
| *Protoopalina* | Zoomastigina | |
| *Protostelium* | Myxomycota | |
| *Prunus* | Angiospermophyta | Ciruelo, cerezo, almendro, melocotonero, albaricoquero, endrino |
| *Prymnesium* | Haptophyta | |
| *Pseudicyema* | Mesozoa | |
| *Pseudobryopsis* | Chlorophyta | |
| *Pseudocharaciopsis* | Eustigmatophyta | |
| *Pseudomonas* | Pseudomonas | |
| *Pseudoplasmodium* | Labyrinthulamycota | |
| *Pseudotrebouxia* | Chlorophyta | Alga liquénica |
| *Pseudotsuga* | Coniferophyta | Abeto de Douglas, douglasia, |
| *Pteridium* | Filicinophyta | Helecho común |
| *Pteris* | Filicinophyta | |
| *Pterosagitta* | Chaetognatha | |
| *Pterotermes* | Arthropoda | Termita del desierto de Sonora |
| *Ptychodera* | Hemichordata | |
| *Puccinia* | Basidiomycota | Roya del trigo |
| *Puffinus* | Chordata | Pardela |
| *Pycnophyes* | Kinorhyncha | |
| *Pyramimonas* | Chlorophyta | |
| *Pyrsonympha* | Zoomastigina | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Pythium* | Oomycota | |
| *Quercus* | Angiospermophyta | Encina, alcornoque, roble, carballo, quejigo, melojo, coscoja |
| *Raja* | Chordata | Mantarraya |
| *Raillietiella* | Pentastoma | |
| *Rangifer* | Chordata | Reno, caribú |
| *Rauwolfia* | Angiospermophyta | |
| *Reighardia* | Pentastoma | |
| *Renilla* | Cnidaria | |
| *Reticulitermes* | Arthropoda | Termita subterránea |
| *Rhabdias* | Nematoda | Ascaris de los anfibios |
| *Rhabdopleura* | Hemichordata | |
| *Rhabdosphaera* | Haptophyta | |
| *Rhea* | Chordata | Ñandú |
| *Rhipidium* | Oomycota | |
| *Rhizidiomyces* | Hyphochytridiomycota | |
| *Rhizobium* | Bacterias anaerobias fijadoras de nitrógeno | Bacteria formadora de nódulos |
| *Rhizochrysis* | Chrysophyta | |
| *Rhizoctonia* | Deuteromycota | |
| *Rhizomyces* | Ascomycota | |
| *Rhizophydium* | Chytridiomycota | |
| *Rhizospu* | Zygomycota | Moho negro del pan. |
| *Rhodomicrobium* | Bacterias fotosintéticas anaerobias | Bacteria fotosintética purpúrea no sulfurosa |
| *Rhodopseudomonas* | Bacterias fotosintéticas anaerobias | |
| *Rhodospirillum* | Bacterias fotosintéticas anaerobias | |
| *Rhodymenia* | Rhodophyta | |
| *Rhopalura* | Mesozoa | |
| *Riccardia* | Bryophyta | |
| *Riccia* | Bryophyta | |
| *Ricciocarpus* | Bryophyta | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Rickettsia* | Omnibacteria | |
| *Rickettsiella* | Omnibacteria | |
| *Riella* | Bryophyta | |
| *Riftia* | Pogonophora | |
| *Rosa* | Angiospermophyta | Rosa |
| *Rotaliella* | Foraminifera | |
| *Ruminobacter* | Bacterias fermentadoras | |
| *Ruminococcus* | Bacterias fermentadoras | |
| *Saccharomyces* | Ascomycota | Levadura del pan, levadura de la cerveza |
| *Saccharum* | Angiospermophyta | Caña de azúcar |
| *Saccinobaculus* | Zoomastigina | |
| *Saccoglossus* | Hemichordata | |
| *Sagitta* | Chaetognatha | |
| *Salamandra* | Chordata | Salamandra común |
| *Salmonella* | Omnibacteria | |
| *Salpa* | Chordata | Salpa |
| *Salvinia* | Filicinophyta | |
| *Sappinia* | Myxomycota | |
| *Saprolegnia* | Oomycota | |
| *Saprospira* | Myxobacteria | |
| *Sarcina* | Micrococci | |
| *Sarcinochrysus* | Chrysophyta | |
| *Sarcocypha* | Ascomycota | Peziza escarlata |
| *Sargassum* | Phaeophyta | |
| *Scapania* | Bryophyta | |
| *Schistosoma* | Platelmintos | Trematodo de la sangre |
| *Schizocystic* | Apicomplexa | |
| *Schizophyllum* | Basidiomycota | |
| *Scolymastra* | Porifera | |
| *Scorpio* | Arthropoda | Escorpión |
| *Scytosiphon* | Phaeopyta | |
| *Seison* | Rotifera | |
| *Selagineалla* | Lycopodophyta | |
| *Selenidium* | Apicomplexa | |
| *Semaeognathia* | Gnathostomulida | |
| *Semnoderes* | Kinorhyncha | |
| *Sepia* | Mollusca | Sepia |
| *Sequoia* | Coniferophyta | Secuoya roja |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Sequoiadendron* | Coniferophyta | Secuoya gigante |
| *Serratia* | Omnibacteria | |
| *Shigella* | Omnibacteria | |
| *Siboglinum* | Pogonophora | |
| *Siliqua* | Mollusca | Navaja del Pacífico |
| *Simonsiella* | Myxobacteria | |
| *Siphonostoma* | Sipuncula | |
| *Solanum* | Angiospermophyta | Patata, tomates, berenjena, hierba mora |
| *Solaster* | Echinodermata | Estrella sol. |
| *Solentia* | Cyanobacteria | |
| *Sordaria* | Ascomycota | |
| *Sorex* | Chordata | Musaraña |
| *Sorodiscus* | Plasmodiophoromycota | |
| *Sorogena* | Ciliata | |
| *Sorosphaera* | Plasmodiophoromycota | |
| *Spadella* | Chaetognatha | |
| *Spartina* | Angiospermophyta | Hierba de las marismas |
| *Spengelia* | Hemichordata | |
| *Sphacelaria* | Phaeophyta | |
| *Sphaeractinomyxon* | Cnidosporidia | |
| *Sphaerocarpos* | Bryophyta | |
| *Sphaerotilus* | Omnibacteria | Bacteria del hierro envainada |
| *Sphagnum* | Bryophyta | Esfagno, musgo de las turberas |
| *Sphenodon* | Chordata | Tuatara |
| *Spirobrachia* | Pogonophora | |
| *Spirochaeta* | Spirochaetae | |
| *Spirodella* | Angiospermophyta | Lenteja de agua |
| *Spirogyra* | Gamophyta | |
| *Spiroplasma* | Aphragmabacteria | |
| *Spirostomum* | Ciliophora | |
| *Spirulina* | Cyanobacteria | |
| *Spongia* | Porifera | Esponja de baño |
| *Spongilla* | Porifera | Esponja de agua dulce |
| *Spongomorpha* | Chlorophyta | |
| *Spongospora* | Plasmodiophoromycota | |
| *Sporocytophaga* | Myxobacteria | |
| *Sporolactobacillus* | Aeroendospora | |
| *Sporosarcina* | Aeroendospora | |
| *Squalus* | Chordata | Mielga, galludo, pinchorro |
| *Stangeria* | Cycadophyta | |
| *Staphylococcus* | Micrococci | |
| *Staurastrum* | Gamophyta | |
| *Staurojoenina* | Zoomastigina | |
| *Stelangium* | Myxobacteria | |
| *Stemonitis* | Myxomycota | |
| *Stentor* | Ciliophora | |
| *Sterna* | Chordata | Charrán, golondrina de mar |
| *Sticholonche* | Actinopoda | |
| *Stigeoclonium* | Chlorophyta | |
| *Stigmatella* | Myxobacteria | |
| *Stoecharthrum* | Mesozoa | |
| *Stomatopora* | Ectoprocta | |
| *Streptobacillus* | Omnibacteria | |
| *Streptococcus* | Bacterias fermentadoras | |
| *Streptomyces* | Actinobacteria | |
| *Stromatospongia* | Porifera | |
| *Strongylocentrotus* | Echinodermata | Erizo de mar, erizo de mar rojo gigante |
| *Struthio* | Chordata | Avestruz |
| *Stylopage* | Zygomycota | |
| *Sulfolobus* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Surirella* | Bacillariophyta | |
| *Sus* | Chordata | Cerdo, jabalí |
| *Symbiodinium* | Dinoflagellata | Zooxantela |
| *Symperipatus* | Onychophora | |
| *Synangium* | Myxobacteria | |
| *Synchaeta* | Rotifera | |
| *Synchytrium* | Chytridiomycota | |
| *Synderella* | Zoomastigina | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Synechococcus* | Cyanobacteria | |
| *Synechocystis* | Cyanobacteria | |
| *Synura* | Chrysophyta | |
| *Syracophaera* | Haptophyta | |
| *Taenia* | Platelmintos | Tenia, solitaria |
| *Takakia* | Bryophyta | |
| *Taraxacum* | Angiospermophyta | Diente de león |
| *Targionia* | Bryophyta | |
| *Tatjanellia* | Echiura | |
| *Taxodium* | Coniferophyta | Ciprés de los pantanos |
| *Taxus* | Coniferophyta | Tejo |
| *Telomyxa* | Cnidosporidia | |
| *Temnogyra* | Gamophyta | |
| *Tenebrio* | Arthropoda | Escarabajo molinero |
| *Teosinte* | Angiospermophyta | |
| *Terebratula* | Brachiopoda | |
| *Terebratulina* | Brachiopoda | |
| *Teredo* | Mollusca | Broma |
| *Tetrahymena* | Ciliophora | |
| *Tetramyxa* | Plasmodiophoromycota | |
| *Tetranchyroderma* | Gastrotricha | |
| *Tetraphis* | Bryophyta | |
| *Tetraspora* | Chlorophyta | |
| *Textularia* | Foraminifera | |
| *Thalassema* | Echiura | |
| *Thalassicola* | Actinopoda | |
| *Thallasiosira* | Bacillariophyta | |
| *Thallochrysis* | Chrysophyta | |
| *Thecamoeba* | Rhizopoda | |
| *Themiste* | Sipuncula | |
| *Theobroma* | Angiospermophyta | Cacao |
| *Thermoactinomyces* | Actinobacteria | |
| *Thermoplasma* | Aphragmabacteria | |
| *Thiobacillus* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Thiobacterium* | Bacterias quimioautótrofas | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Thiocapsa* | Bacterias fotosintéticas anaerobias | |
| *Thiocystis* | Bacterias fotosintéticas anaerobias | |
| *Thiodictyon* | Bacterias fotosintéticas anaerobias | |
| *Thiomicrospira* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Thiopedia* | Bacterias fotosintéticas anaerobias | |
| *Thiosarcina* | Bacterias fotosintéticas anaerobias | |
| *Thiospira* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Thiothece* | Bacterias fotosintéticas anaerobias | |
| *Thiovulum* | Bacterias quimioautótrofas | |
| *Thuja* | Coniferophyta | Tuya, árbol de la vida gigante |
| *Thyone* | Echinodermata | Cohombro de mar |
| *Tilopteris* | Phaeophyta | |
| *Tinamus* | Chordata | Tinamú |
| *Tjalfiella* | Ctenophora | |
| *Tokophyra* | Ciliophora | |
| *Tolypella* | Chlorophyta | Carácea |
| *Tortula* | Bryophyta | |
| *Toxoplasma* | Apicomplexa | |
| *Trachelomonas* | Euglenophyta | |
| *Trachydemus* | Kinorhyncha | |
| *Tradescantia* | Angiospermophyta | |
| *Trebouxia* | Chlorophyta | Alga liquénica |
| *Tremella* | Basidiomycota | Tremela |
| *Treponema* | Spirochaetae | Agente de la sífilis |
| *Triactinomyxon* | Cnidosporidia | |
| *Tribonema* | Xanthophyta | |
| *Trichechus* | Chordata | Manatí |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Trichinella* | Nematoda | Triquina |
| *Trichomitus* | Zoomastigina | |
| *Trichomonas* | Zoomastigina | |
| *Trichonympha* | Zoomastigina | |
| *Trichophyton* | Deuteromycota | Pie de atleta |
| *Trichoplax* | Placozoa | |
| *Tricoma* | Nematoda | |
| *Tridacna* | Mollusca | Almeja gigante |
| *Trifolium* | Angiospermophyta | Trébol |
| *Triticum* | Angiospermophyta | Trigo, trigo duro |
| *Trypanosoma* | Zoomastigina | |
| *Tsuga* | Coniferophyta | Tsuga |
| *Tuber* | Ascomycota | Trufa |
| *Tubifex* | Annelida | |
| *Tubiluchus* | Priapulida | |
| *Tubipora* | Cnidaria | |
| *Tubulanus* | Nemertina | |
| *Tubularia* | Cnidaria | Hidrozoo |
| *Tubilipora* | Ectoprocta | |
| *Tulipa* | Angiospermophyta | Tulipán |
| *Turbanella* | Gastrotricha | |
| *Udotea* | Chlorophyta | |
| *Ulothrix* | Chlorophyta | |
| *Ulva* | Chlorophyta | Lechuga de mar |
| *Umbilicaria* | Mycophycophyla | |
| *Unicapsula* | Cnidosporidia | |
| *Urechis* | Echiura | |
| *Urnatella* | Entoprocta | |
| *Urodasys* | Gastrotricha | |
| *Uroleptus* | Ciliophora | |
| *Urospora* | Chlorophyta | |
| *Usnea* | Mycophycophyta | Barbas de capuchino |
| *Ustilago* | Basidiomycota | Tizón de maíz |
| *Vaucheria* | Xanthophyta | |
| *Veillonella* | Bacterias fermentadoras | |
| *Velamen* | Ctenophora | |

| GÉNERO | PHYLUM | NOMBRE VULGAR |
|---|---|---|
| *Velella* | Cnidaria | |
| *Verna* | Mollusca | |
| *Verticillium* | Deuteromycota | |
| *Vibrio* | Omnibacteria | |
| *Vischeria* | Eustigmatophyta | |
| *Vitis* | Angiospermophyta | Vid, cepa, parra |
| *Volvox* | Chlorophyta | |
| *Vorticella* | Ciliophora | |
| *Vulpes* | Chordata | Zorro |
| *Waddycephalus* | Pentastoma | |
| *Welwitschia* | Gnetophyta | |
| *Wolbachia* | Aphragmabacteria | |
| *Wolffia* | Angiopsermophyta | Lenteja de agua |
| *Woronina* | Plasmodiophoromycota | |
| *Wuchereria* | Nematoda | |
| *Xanthomonas* | Pseudomonas | |
| *Xenophyophora* | Rhizopoda | |
| *Xenopus* | Chordata | Rana de uñas |
| *Xenorhabditis* | Omnibacteria | Bacteria de los nematodos luminiscentes |
| *Yersinia (Pasteurella)* | Omnibacteria | Bacteria de la peste |
| *Yucca* | Angiospermophyta | Yuca |
| *Zamia* | Cycadophyta | |
| *Zea* | Angiospermophyta | Maíz |
| *Zelleriella* | Zoomastigina | |
| *Zenkevitchiana* | Pogonophora | |
| *Zonaria* | Phaeophyta | |
| *Zoogloea* | Pseudomonas | |
| *Zostera* | Angiospermophyta | Porreto, hierba de mar |
| *Zygacanthidium* | Actinopoda | |
| *Zygnema* | Gamophyta | |
| *Zygogonium* | Gamophyta | |
| *Zymomonas* | Omnibacteria | Bacteria del vino de palma |

# GLOSARIO

Los términos propios de determinados reinos o *phyla* se indican entre paréntesis y de modo abreviado. De todos modos, estos términos no siempre se hallan restringidos a estos reinos o *phyla* y, por otro lado, no siempre se aplican a todos los miembros de los reinos o *phyla* indicados.

**aboral** Alejado de la boca.

**acelomado** Que carece de celoma (A-1 a A-8).

**aceptor terminal de electrones** En las vías metabólicas, el compuesto reducido por la captación de electrones y convertido así en sustancia de desecho.

**acérvulo** Conjunto de hifas que producen unos conidióforos muy densamente empaquetados (H-2).

**acritarco** Microfósil esférico; es, probablemente, la cubierta de una tecameba (Pr-3) o de un crisófito (Pr-4).

**actina** Una de las proteínas principales del músculo, del que constituye unos filamentos delgados (A); también se encuentra en los filamentos que participan en los procesos de motilidad de los protoctistas (Pr).

**actinópodo** Pseudópodo que contiene filamentos y microtúbulos (Pr-16).

**actinosporas** Esporas de las actinobacterias (Actinomicetes, M-15).

**ADN** Ácido desoxirribonucleico. Molécula larga compuesta de nucleótidos en una ordenación linear que contiene la información genética de las células. Es capaz de autorreplicarse y de sintetizar ácido ribonucleico (ARN).

**aeróbico** Que requiere oxígeno gaseoso.

**aerobiosis** Modo de vida aeróbico.

**agameto** Célula de reproducción asexual.

**agamogonia** Series de divisiones nucleares o celulares que dan lugar a individuos (agamontes) que no son gametos ni son capaces de formar gametos (Pr-17).

**agamonte** Estadio del ciclo vital que no produce gametos (Pr-17).

**alteración de generaciones** Ciclos reproductivos en los que unas fases haploides (*n*) alternan con unas fases diploides (2*n*) (Pr, Pl).

**ambulacro** En los equinodermos (A-29) es un surco ciliado tapizado de pies tubulares (o ambulacrales) que discurre por el centro de cada brazo (en las estrellas de mar) o por encima del caparazón (en los erizos de mar); conduce el alimento a la boca.

**amebocito** Célula con desplazamiento ameboide; en las esponjas (A-2), una célula que se desplaza por el interior del organismo (A).

**ameboide** Que tiene forma de ameba; célula con protrusiones citoplasmáticas cambiantes, o pseudópodos.

**anaeróbico** Que requiere la ausencia de oxígeno.

**anaerobio obligado** Organismo que sólo puede sobrevivir y crecer en la ausencia de oxígeno gaseoso (M).

**análogo** Estructuras o conductas que han evolucionado convergentemente; similar en función pero de origen evolutivo distinto.

**androspora** Espora producida meióticamente que da lugar a un gametófito masculino (Pl).

**androsporangio** Esporangio en el que se forman los productos meióticos masculinos (Pl).

**androsporofila** Hoja modificada portadora de un androsporangio (Pl).

**androstróbilo** Cono o estróbilo portador de microesporangios o sacos polínicos (Pl).

**aneuploide** Desviación del número normal haploide (*n*) o diploide (2*n*) de cromosomas (por ejemplo, 2*n*+1, o 2*n*-2).

**anillo acuífero.** Tubo en forma anular del sistema vascular de los equinodermos (A-29).

**anillo nervioso** Retículo circular de fibras nerviosas; es un componente del sistema nervioso central (A).

**anillo periaxostilar** Anillo bien distinguido morfológicamente que rodea al axostilo (Pr-8).

**anisogamia** Formación de gametos que difieren en tamaño o morfología.

**antera** Parte del estambre portadora del polen. (Pl-9).

**anteridio** Órgano sexual masculino multicelular. Es el gametangio masculino de las plantas no espermatófitas (Pl-1 a Pl-4, Pr-12 y Pr-13).

**anterior** Hacia la parte frontal de una célula o hacia el extremo cefálico de un organismo.

**anterozoide** Gameto masculino móvil de los monoblefaridales (Pr-26).

**Anthozoa** Una clase de los celenterados (A-3).
**antibiótico** Sustancia producida por algunos organismos, típicamente por bacterias, que daña a otros organismos o impide su crecimiento.
**aparato de Golgi** Véase *dictiosoma.*
**aparato mitótico** Véase *huso mitótico.*
**ápice sexual** Parte anterior o superior sexualmente diferenciada de un talo (Pr-12, Pr-13).
**ápice vegetativo** Parte anterior del talo, sexualmente no diferenciada.
**aplanospora** Espora inmóvil (Pr, H).
**apotecio** Ascocarpo abierto en el que se asientan las estructuras formadoras de esporas denominadas ascas (H-2).
**aragonito** Forma estable de carbonato cálcico que difiere de la calcita por su modo de cristalización.
**ARN** Ácido ribonucleico. Es una molécula compuesta de una secuencia linear de nucleótidos que puede almacenar información genética. Es un componente de los ribosomas. Participa en la síntesis de proteínas. Véase *m-ARN.*
**arquegonio** Órgano sexual femenino multicelular. Es el gametangio femenino de las plantas no espermatófitas (Pl-1 a Pl-4, Pr-12 y Pr-13).
**asca** Estructura en forma de saco que contiene, por lo general, un número definido de ascosporas (H-2).
**ascocarpo** Cuerpo fructífero que contiene a las ascas.
**ascospora** Espora formada por cariogamia y meiosis y que está contenida en una asca (H-2).
**asexual** Reproducción o desarrollo a partir de un solo progenitor.
**asporógeno** Que no forma esporas.
**astrópilo** Abertura en forma de pezón que se proyecta de la cápsula central en algunos actinópodos (radiolarios), por ejemplo en el orden Phaedorina (Pr-16).
**ATP** Molécula de adenosina-trifosfato, principal transportadora de energía para las funciones metabólicas y de motilidad de las células.
**autogamia** Unión de dos núcleos derivados de un mismo núcleo paterno (Pr).
**autótrofo facultativo** Organismo que, según las condiciones exteriores, puede crecer autotróficamente (por fotosíntesis o quimiosíntesis) o heterotróficamente.
**autótrofo** Organismo que crece y sintetiza compuestos orgánicos a partir de compuestos inorgánicos usando la energía derivada del sol o la derivada de la oxidación de compuestos inorgánicos.
**auxospora** Diatomea que ha escapado a sus rígidas valvas. Es a menudo el producto zigótico de la fertilización (Pr-11).
**axénico** Crecimiento en un cultivo puro, es decir, en la ausencia total de miembros de otras especies.
**axonema** Túbulo o haz de túbulos que se extienden a lo largo de un undulipodio o pseudópodo.
**axoplasto** Material granuloso-fibroso del que surgen y crecen los axonemas de los axópodos (Pr-16).
**axostilo** Estructura axial de los zoomastiginos que tienen función motriz. Está compuesto por un conjunto ordenado de microtúbulos interconectados.

**bacterias periaxostilares** Bacterias endosimbiontes que se encuentran alrededor del axostilo (Pr-8).
**bacteriófago** Virus que parasita a las bacterias.
**bacteroide** Bacteria transformada propia de los nódulos radiculares, donde se fija el nitrógeno.
**basidiocarpo** Cuerpo fructífero de un hongo portador de basidios (F-3).
**basidio** Estructura que lleva sobre su superficie un número definido de basidiosporas, que depende de la especie (H-3).
**basidiospora** Espora formada por cariogamia y meiosis que se encuentra en la parte externa de los basidios (H-3).
**bilharziasis** Véase *esquistosomiasis.*
**biogénico** Producido por organismos vivientes o por sus restos.
**bioluminiscencia** Luz generada bioquímicamente y emitida por organismos, por ejemplo *photobacterium* (M-14). dinoflagelados (Pr-2), luciérnagas (A-27) y algunos peces (A-32).
**biosfera** Parte del volumen de la Tierra ocupada por oganismos vivos.
**biosíntesis** Reacciones químicas catalizadas por varios enzimas que forman compuestos orgánicos en los seres vivos.
**bipinnaria** Primer estadio larval de los equinodermos asteroides (estrellas de mar, A-29).
**blastocele** Cavidad de la blástula (A).
**blastóporo** Abertura que conecta la cavidad del estadio gastrular de un embrión con el exterior (A); representa la futura boca de algunos animales (Protóstomos, A-16 a A-27) y el ano de otros (Deuteróstomos, A-28 a A-32).
**blástula** Embrión animal después de la segmentación y antes de la gastrulación; por lo general, es una esfera hueca cuyas paredes están compuestas de una única capa de células.
**bolsa de Saefftingen** Vesícula llena de líquido usada por los machos acantocéfalos durante la cópula (A-12).
**botrosoma** Estructura de la membrana de los laberintulomicetes (Pr-21) que produce nueva membrana, secuestra calcio y filtra citoplasma para produdir la matriz mucilaginosa proteínica extracelular.
**bráctea** Hoja modificada, a menudo coloreada, debajo de una flor o una inflorescencia (Pl-9).
**bractéola** Bráctea pequeña (Pl-9).
**branquia** Órgano respiratorio usado para la obtención de oxígeno y para la liberación de $CO_2$ en los organismos acuáticos (A).
**braquiolaria** Segundo estadio larval de los equinodermos asteroideos (A-29); sucede a la larva bipinnaria.
**brida** Par de aristas oblicuas de cutícula endurecida en el mesosoma de los pogonóforos (A-28).
**bursa** Cavidad vesicular.

**caduco** Que se desprende estacionalmente (por ejemplo, las hojas de los árboles caducifolios o las astas de los cérvidos).
**calcita** Forma estable de carbonato cálcico; difiere del aragonito por su modo de cristalización.
**caliptra** Capucha que cubre por entero o en parte la cápsula (lugar donde se encuentran las esporas) de los musgos (Pl-1).
**cáliz** Parte de la flor compuesta por los sépalos, la más exterior de las dos series de hojas florales.
**cambium** Cilindro de células de división muy activa que producen el floema y el xilema (Pl-2 a Pl-9).
**canal conector** Canal que va desde el canal radial a los pies ambulacrales (A-29).
**canal hidróforo** Tubo calcáreo que conecta la placa madrepórica con el anillo acuífero oral en los equinodermos (A-29).
**canal radial** 1) Parte del sistema digestivo de las medusas (A-3). 2) Tubo del sistema vascular acuoso de los equinodermos que comunica con cada radio y con los pies ambulacrales (A-29). 3) Canales de algunas esponjas (A-2).
**capa cortical** Córtex, capa externa.
**capa germinativa** Cualquiera de las capas primarias celulares (endodermo, mesodermo, ectodermo) formadas en la gastrulación a partir de la blástula (A),
**caparazón** Recubrimiento rígido del dorso de las tortugas y de los crustáceos (A).
**capilicio** Sistema de hebras estériles en el cuerpo fructífero de los mixomicetes (Pr-23).
**capítulo** Densa ramificación en el ápice de los brotes de algunos musgos (Pl-1).
**cápsula central** Estructura esférica que engloba a las células centrales de los actinópodos (Pr-16).
**cápsula nuclear** Vesícula en forma de media luna que rodea una tercera parte o más del núcleo de las zoosporas de los quitridiomicetes (Pr-26). Parece ser que contiene todos los ribosomas de la célula.
**carboxisoma** Orgánulo situado en el interior de los plástidos. Se cree que alberga la ribulobifosfocarboxilasa, el enzima fijador de $CO_2$.
**cariocinesis** División nuclear (Pr, F, A, Pl).
**cariogamia** Fusión de los núcleos, frecuentemente en la formación de un zigoto (Pr, F, A, Pl).
**carnívoro** Organismo que obtiene alimento por la ingestión de animales vivos.
**carotenoide** Uno de los pigmentos hidrocarbonados rojos, amarillos o anaranjados que se encuentran en los plástidos (Pr, Pl).
**carpelo** Parte de la flor; es la estructura que contiene al óvulo en las angiospermas. Se halla típicamente dividida en ovario, estilo y estigma (Pl-9).
**carposporas** Esporas de los rodófitos producidas meióticamente (Pr-12).
**catabolismo** Descomposición metabólica de compuestos orgánicos para producir energía y dar unos productos finales.
**catalasa** Enzima que cataliza la descomposición del peróxido de hidrógeno en agua y oxígeno.
**cavidad gastrovascular** Cavidad apta tanto para la digestión como para la circulación (A),
**cefalotórax** Conjunto formado por la fusión de la cabeza y el tórax en algunos artrópodos (A-27).
**celoma** Cavidad visceral rodeada por el mesodermo (A-16 a A-32).
**célula acompañante** Células parenquimáticas pequeñas y especializadas que se encuentran junto a los tubos conductores de la salida en el floema de las plantas vasculares (Pl-2 a Pl-9).
**célula apical** Célula en el ápice, por ejemplo las dos células no ciliadas de las larvas infusoriformes de los mesozoos (A-5).
**célula escamosa** Célula epitelial aplanada, laminar (A).
**célula flamígera** Célula ciliada en la parte interior de un túbulo de un protonefridio. El penacho vibrátil de cilios recuerda a una llama (A).
**célula madre** Célula que, mediante mitosis, produce núcleos capaces de ser fertilizados y de continuar el desarrollo.
**célula somática** Célula diferenciada que compone los tejidos del soma; cualquier célula del cuerpo, excepto las células germinales (Pr, A, Pl).
**célula vegetativa.** Célula somática, producida asexualmente por mitosis (se distingue de las células germinales).
**células germinales** Óvulos o espermatozoides; células que requieren fertilización; gametos; células sexuales.
**células hijas** Los dos productos genética y morfológicamente idénticos de la división celular (M) o de la mitosis (Pr, H, A, Pl).
**celulosa** Polisacárido formado por unidades de glucosa. Es el principal componente de la pared celular de las plantas (Pl) y los clorófitos (Pr-15).
**cenocítico** Dícese de una masa de citoplasma que tiene varios núcleos pero que carece de membranas o paredes celulares (Pr, H, Pl); véase *sincitio*.
**centríolo** Pequeño orgánulo con la forma de un tonel observable en cada polo del huso mitótico y formado durante la división celular (A, algunos Pr). Es homólogo a los cuerpos basales; véase la figura 2 de la introducción.
**centrómero** Estructura proteínica ubicada en la constricción de los cromosomas. Mantiene unidas a las cromátidas hermanas y es el punto de inserción de los microtúbulos que forman las fibras del huso mitótico durante la división celular (Pr, A, Pl).
**cianófago** Virus que se multiplica y crece en las cianobacterias (M-7).
**cicatriz de una yema** Impresión dejada sobre un tallo (Pl) o en una célula de levadura (H-2) después de la caída de una yema.
**ciclo parasexual** Producción de individuos mediante más de un organismo paterno sin recurrir a la meiosis y la fertilización (M, Pr, H).
**ciego** Cavidad abierta por un extremo. Generalmente es una parte del tracto gastrointestinal (A).
**cilindro protoplasmático** Región citoplasmática larga y delgada que contiene el nucleoide en las espiroquetas; parte de las espiroquetas rodeada por la membrana plasmática (M-3).

**cilindro vascular** Columna de tejido que contiene el xilema primario y el floema primario (Pl).
**cilio** Undulipodio corto. Es un orgánulo intracelular que se proyecta al exterior y está capacitado para la motilidad (Pr, A, Pl). Véase *flagellum* y figura 2 de la introducción.
**cinetoplasto** Estructura intracelular que contiene ADN; es una modificación de una mitocondria con un cuerpo basal asociado, característica de la clase Kinetoplastida (Pr.8, a la que pertenece, por ejemplo, *Trypanosoma*).
**cinetosoma** Orgánulo en la base de todos los undulipodios y responsable de su formación. Al igual que el centríolo, su sección transversal muestra un círculo característico de nueve tripletes de microtúbulos (véase la figura 2 de la introducción); centríolo con un axonema asociado (Pr, A, Pl).
**cíngulo** Placa en el surco ecuatorial de la teca de los dinoflagelados (Pr-2).
**cirro** Penacho de cilios fusionados (Pr-18).
**cistocarpo** Carposporófito; la generación asexual de las rodofíceas florídeas (Pr-13); crece parasíticamente sobre el gametófito femenino.
**citocinesis** División del citoplasma; debe distinguirse de la cariocinesis, la división del núcleo de la célula (Pr, H, A, Pl).
**citocromo** Proteína pequeña que contiene un grupo hemo con hierro y que actúa como transportadora de electrones en la respiración y la fotosíntesis.
**citoplasma** Parte de la célula exterior al núcleo o al nucleoide. Es fluida y contiene ribosomas.
**citostoma** Abertura ingestiva o boca de un protista (Pr).
**clípeo** En algunos insectos, la placa mediana que conecta el labio superior (labro) con la cabeza (A-27).
**cloaca** Cámara de salida del tracto gastrointestinal; también se utiliza para receptáculo final de los sistemas reproductivo y urinario (A).
**cloroplasto** Plástido verde; orgánulo fotosintético englobado en una membrana. Contiene clorofilas *a* y *b* (Pr-5, Pr-6, Pr-14, Pr-15, Pl).
**cnidio** Filamento polar (Pr-20).
**coanocito** Célula con una corona membranosa y undulipodios (Pr-8, A-2).
**coasto** Lóriga acanalada (Pr-8).
**cocolitofórido** Haptófito recubierto de cocolitos, unas placas pequeñas compuestas de carbonato cálcico. Son abundantes en forma fosilizada en las rocas calizas (Pr-5).
**coco** Organismo esférico (M, Pr).
**cojinete microbiano** Densa comunidad de microorganismos; sería el precursor actual de los estromatolitos.
**colonia** Células u organismos de la misma especie que viven juntos en una asociación permanente pero laxa.
**conceptáculo** Estructura vesicular de pequeño tamaño compuesta de gametangios, los órganos productores de gametos (Pr-12).
**conidio** Espora vegetativa situada sobre una ramificación especial de una hifa (H).
**conidióforo** Hifa especial portadora de conidios (H).
**conidiospora** Espora formada asexualmente, normalmente situada en el extremo o al lado de una hifa.
**conjugación** Transmisión de material genético de un donador a una célula receptora (M); fusión de gametos no undulipodiados o de nucleos gaméticos (Pr-13, Pr-14, H).
**cono bucal** Especie de hocico extensible que contiene la boca de los quinorrincos (A-11).
**conodonte** Fósil del Paleozoico interpretable como un diente de ciclóstomo (del grupo de las lampreas, A-32) o como restos de invertebrados.
**convergencia, evolución convergente** Evolución independiente de estructuras similares que tienen la misma función en grupos que no están directamente relacionados.
**corola** Parte de la flor formada por los pétalos. Es la más interna de las dos series de hojas florales (Pl-9).
**corpúsculo basal** 1) cinetosoma (Pr, A, Pl); 2) placas cilíndricas delgadas que se encuentran en la base de los flagelos bacterianos (M); véase la figura 2 de la introducción.
**córtex** Capa externa de un órgano u organismo, compuesta generalmente de células (A, Pl) o de complejos proteínicos (Pr-18).
**costa** Bastón intracelular muy móvil, no microtubular (Pr-8).
**cotiledón** Estructura de las semillas parecida a una hoja. Primeras hojas del embrión de los espermatófitos (Pl-9) al que provee de alimento.
**crisoplasto** Plástido amarillo. Es el orgánulo fotosintético englobado por una membrana de los crisófitos (Pr-4).
**cromátida** Mitad longitudinal de un cromosoma. Observable en los eucariotas cuando los cromosomas se hacen visibles en la profase de la mitosis.
**cromatina** Material del que se componen los cromosomas. Está compuesto de ácidos nucleicos y proteína. Se tiñe de rojo con el reactivo de Feulgen.
**cromatóforo** Célula u orgánulo que contiene pigmentos.
**cromonema** Hebras de ADN (M, Pr-2).
**cromosoma** Orgánulo intranuclear compuesto de cromatina, observable durante la división celular. Los cromosomas contienen la mayor parte del material genético celular (Pr, H, A, Pl).
**crustáceo** Dícese de los líquenes aplicados al sustrato, con el aspecto de una crosta (H-5).
**cuerpo fructífero** Estructura que soporta o contiene quistes, esporas u otras estructuras germinativas (M, Pr, H, PL).
**cuerpo parabasal** Orgánulo localizado cerca de los cuerpos basales; en estructura y función se asemeja a los dictiosomas y al aparato de Golgi (Pr-8).
**cutícula** Capa o cobertura externa, compuesta por lo general de productos metabólicos en lugar de células (A, Pl).

**desmosoma** Unión membranosa intercelular que conecta a las células de un tejido (A).
**detritos** Material natural suelto, como fragmentos de roca o

partículas orgánicas, que resulta directamente de la desintegración de los organismos o las rocas.
**deuteróstomo** Serie del grado celomado que incluye los animales en los que el blastoporo da lugar al ano (A-28 a A-32).
**dicariota** Organismo compuesto por micelio que contiene pares de núcleos asociados, cada uno de los cuales procede típicamente de un progenitor distinto (H-2, H-3).
**dicotiledónea** Planta cuya semilla tiene dos cotiledones. Constituyen un *subphylum* de las angiospermas (Pl-9).
**dictiosoma** Cuerpo o aparato de Golgi (A); cuerpo parabasal (Pr-8); orgánulo estratificado, en forma de copa, compuesto de retículo endoplasmático modificado; participa en el almacenamiento y secreción de productos metabólicos.
**dimorfismo** Diferenciación genética o morfológica entre dos individuos de la misma especie, por ejemplo, entre macho y hembra, o entre las formas estivales y las invernales.
**dioica** Especie que tiene las estructuras masculinas y femeninas en individuos distintos.
**diplanética** Dícese de las especies que producen dos tipos de zoosporas en dos períodos distintos (Pr-27).
**diplofase** Parte del ciclo vital en que los individuos son diploides (tienen dos conjuntos de cromosomas).
**diploide** Células en las que el núcleo contiene dos conjuntos de cromosomas (2*n*) (Pr, H, A, Pl).
**divergencia** Término evolutivo que significa acumulación de caracteres distintos en organismos genealógicamente relacionados pero expuestos a diferentes ambientes durante varias generaciones.
**divertículos intestinales** Apéndices ciegos, frecuentemente ramificados, ubicados en el intestino (A-6, A-7, A-19).
**dorsal.** Hacia la parte trasera (espalda) (Pr, A).

**ecidio** Estructura fúngica consistente en células de hifas binucleadas que producen cadenas de esporas (H-2).
**ectodermo** La capa más externa del tejido corporal (A, Pl); en particular, la capa más externa del tejido formado en la gastrulación.
**ectoplasma** La capa más externa de citoplasma. Es más o menos rígida y no presenta granulaciones (Pr).
**eje de ARN** Parte genética de un virus del tipo ARN.
**eláter** Célula o franja higroscópica en forma mazuda adherida a la espora de un equiseto (Pl-3) o a la cápsula de un musgo y que contribuye a la dispersión de las esporas.
**embrión** Estadio temprano del desarrollo de los organismos multicelulares producido a partir de un zigoto o de un huevo fertilizado (A, PL).
**endodermo** La capa más interna del tejido corporal formado en la gastrulación del embrión (A).
**endoplasma** Parte interna del citoplasma; posee relativa fluidez.
**endosimbionte** Organismo que vive en el interior de un organismo de una especie diferente. Puede ser intracelular o intercelular.
**endosoma** Corpúsculo intranuclear, también llamado nucleolo o cariosoma. Está compuesto por precursores de los ribosomas (Pr, A).
**endosperma** Tejido que rodea al embrión de una planta. Almacena sustancias nutritivas. Se desarrolla a partir de la unión de un núcleo masculino haploide *(n)* y dos cuerpos polares haploides fusionados (2*n*) y es, por lo tanto, triploide (3*n*) (Pl-9).
**endospora** Espora resistente a la desecación y al calor que se produce en el interior de algunas bacterias (M-2, M-4, M-11).
**envoltura interior** Membrana de la cara interna de la pared celular o de otras estructuras. Membrana plasmática.
**envoltura nuclear** Membrana nuclear. Membrana que rodea al núcleo celular.
**epibiótico** Que vive en la superficie de otro organismo.
**epicono** La superficie (o hemisferio) superior de la teca de los dinoflagelados (Pr-2).
**epífito** Planta epibiótica que depende de una planta hospedadora perteneciente a otra especie para su fijación, pero no para su nutrición.
**epifragma** Membrana que cierra la abertura de la cápsula de las esporas de los musgos (Pl-1).
**epipodio** Pseudópodo que se forma en la región posterior de una célula ameboide (Pr, A).
**epivalva** Teca o caparazón superior (Pr).
**escama ovulífera** En los conos de las coníferas, tejido vegetal sobre el que se desarrollan las estructuras reproductivas femeninas (Pl-7).
**escamas** Placas superficiales duras y finas que se solapan para recubrir una superficie (Pr, A); pequeña hoja vestigial que protege la yema de una planta con semillas (Pl).
**esfínter** Músculo de forma anular capaz de constreñirse y cerrar una abertura tubular (A).
**esófago** Porción del tracto digestivo entre la faringe y el estómago (A).
**espectroscopio** Instrumento que mide la calidad y la cantidad de luz absorbida por líquidos o sólidos translúcidos.
**espícula copulatoria** Bastoncito segregado por la cutícula utilizado en el apareamiento (A),
**espículas** Cristales biogénicos típicamente aciculares muy delgados, como los segregados por las células de las esponjas a modo de soporte esquelético (A-2).
**espirilo** Célula espiral o helicoidal (M-4, M-6, M-14).
**espongina** Proteína que contiene azufre. De consistencia córnea, es un componente importante del esqueleto de algunas esponjas (A-2); está relacionada con la queratina de las uñas y los pelos de los vertebrados.
**esponjocele** Cavidad corporal central de las esponjas (A-2).
**esporangio** Estructura hueca unicelular o multicelular en la que se producen las esporas y de la cual se desprenden (Pr, H, Pl).
**esporangióforo** Rama portadora de uno o más esporangios (H).
**esporangiospora** Espora formada en el interior de un esporangio (H).

**espora** Pequeña o microscópica unidad de propagación que contiene, como mínimo, un genoma y es capaz de madurar. Es, frecuentemente, resistente a la desecación (M, Pr, H, Pl).

**esporofilo** Apéndice foliar portador de esporangios (Pl).

**esporófito** Planta diploide productora de esporas (Pl).

**esporóforo** Estructura portadora de esporas (Pr, H, Pl).

**esporogonia** Mitosis repetidas de una espora o zigoto sin un incremento del tamaño de las células. Produce esporozoítos (Pr-19).

**esporoplasma** Corpúsculo infectivo (Pr-19); organismo ameboide en el interior de una espora (Pr-20).

**esporozoíto** Estadio en el ciclo vital de los apicomplejos (Pr-19); organismo móvil resultante de múltiples mitosis (esporogonia) de un zigoto o una espora; normalmente, es infectivo.

**esqueleto** Estructura biogénica endurecida, compuesta a menudo de carbonato cálcico, silicio o fosfato cálcico (Pr, A).

**esquistosomiasis** Enfermedad grave de los seres humanos, causada por una infección por trematodos (A-6) y transmitida por caracoles (A-19).

**esquizogonia** Mitosis múltiples sin aumento del tamaño celular; da lugar a esquizontes (Pr-19).

**esquizonte** Organismo que resulta de la esquizogonia o que dará lugar a más esquizontes por esquizogonia (Pr-19).

**estambre** Parte de la flor; es el soporte de los granos de polen (Pl-9).

**estatocisto** 1) Órgano del equilibrio; vesícula que contiene gránulos de arena y algún otro material que estimula a unas células sensoriales al moverse el animal. 2) Célula de crisófito silificada (Pr-4), capaz de hibernar o de resistir la desecación.

**estéril** Incapaz de reproducirse.

**esternito** Parte ventral de un segmento artropodiano (A-27).

**esteroide** Miembro de una clase de compuestos orgánicos biogénicos compuestos por cuatro anillos de carbono y otros grupos químicos; incluyen varias hormonas, como la testosterona, el estrógeno, el colesterol y el cicloartanol.

**estigma** 1) Parte femenina de la flor; superficie receptiva del carpelo sobre la que germina el polen (Pl). 2) Mancha ocular (Pr-10).

**estilete** Órgano rígido alargado (A).

**estilo cristalino** Órgano del sistema digestivo de los moluscos bivalvos que segrega enzimas (A-19); impulsado por cilios, desintegra las algas ingeridas.

**estilo** Parte femenina de la flor; delgada columna de tejido que surge del extremo apical del ovario y por la que se introduce el tubo polínico (Pl-9).

**estípite** Pedúnculo de un órgano y organismo.

**estolón** Tallo horizontal cerca de la base de una planta o de un animal; produce nuevos individuos por gemación (A, Pl).

**estoma** Abertura diminuta rodeada de células oclusivas, en la epidermis de las hojas y en los tallos; es el lugar de intercambio gaseoso entre la planta y el aire (Pl-9).

**estómago cardíaco** El estómago más cercano a la boca, por ejemplo en los equinodermos (A-29).

**estómago pilórico.** El estómago más aboral de los equinodermos (A-29).

**estotablasto** Yema interna resistente, formada asexualmente en los ectoproctos (A-16); en condiciones ambientales severas, los estatoblastos son diseminados y dan lugar a nuevos individuos.

**estratigrafía** Rama de la geología que trata del origen, la composición, la distribución y la sucesión de los sedimentos (estratos).

**estróbilo** Cono; hojas o escamas modificadas portadoras de óvulos agrupadas al extremo de un eje (Pl).

**estromatolito** Rocas laminares carbonatadas o silicatadas; estructuras organosedimentarias producidas por el crecimiento, el metabolismo, la retención y/o la precipitación de sedimento por comunidades de microorganismos, principalmente bacterias (cianobacterias, M-7).

**estuario** Desembocadura de un río o de un lago. Lugar en que las mareas oceánicas se encuentran con las corrientes de agua dulce.

**eucariota** Célula con el núcleo envuelto por una membrana; con orgánulos como mitocondrias y plástidos y varios cromosomas en los que el ADN se halla recubierto de proteínas de tipo histona (Pr, H, A, Pl).

**eucárpico** Dícese del modo de desarrollo en el que las estructuras reproductivas se producen en determinadas partes del talo en tanto que éste continúa ejerciendo funciones somáticas (Pr, H).

**exoespora** Estructura (o célula) reproductiva portada externamente. No es necesariamente resistente al calor y a la desecación (M-7).

**fagocitosis** Ingestión de partículas sólidas por parte de una célula que las engloba y las incorpora a su citoplasma (Pr, A).

**fálix** Estructura de los opalínidos (Pr-8) compuesta por hileras de prietos cuerpos basales y sus undulipodios.

**faringe** Garganta; parte del tracto digestivo entre la cavidad bucal y el esófago (A).

**fauna** Vida animal.

**feoplasto** Plástido pardo. Es la estructura fotosintética rodeada por una membrana de las células algales de los feófitos (Pr-12).

**fermentación** Respiración anaerobia. Degradación de compuestos orgánicos en ausencia de oxígeno, produciendo energía y productos finales orgánicos (el fermento). Los aceptores terminales de electrones son, en todas las fermentaciones, compuestos orgánicos.

**fertilización** Fusión de dos células haploides, de dos gametos, o de dos núcleos gaméticos para formar un zigoto diploide (Pr, H, A, Pl).

**ficobilina** Uno de los pigmentos verdiazules que participan en la fotosíntesis en las células de las cianobacterias y los rodófitos (M-7, Pr-13).

**ficología** El estudio de las algas, algología.

**fijación del nitrógeno** Incorporación del nitrógeno atmosférico

a compuestos orgánicos nitrogenados. Requiere la presencia de nitrogenasa (M).

**filamento axial** Larga y delgada estructura sólida que se alinea longitudinalmente y de modo más o menos centrado en una célula u orgánulo.

**filogenia** Evolución de un grupo de organismos relacionado genéticamente; también, el diagrama esquemático que representa esta evolución.

**filópodo** Pseudópodo totalmente compuesto de ectoplasma. Tiene una forma típicamente delgada y afilada y una ultraestructura microfibrilar (Pr-3, Pr-17).

**fisión** Reproducción asexual por división de células, o de organismos en dos o más partes del tamaño igual o aproximadamente igual.

**fitoplancton** Organismos fotosintéticos microscópicos que viven suspendidos en el agua (Pr).

**flagelado** Procariota con movilidad gracias a los flagelos; véase *mastigonemado.*

**flagelo** 1) Orgánulo extracelular, sólido y delgado responsable de la motilidad bacteriana. Está compuesto por una proteína llamada flagelina. 2) Undulipodio; estructura intracelular larga y fina, usada para la locomoción o la alimentación. Está recubierta por una membrana plasmática y se compone de 9 dobletes de microtúbulos, dispuestos regularmente en forma de anillo, flagelo y de dos microtúbulos centrales, compuestos de tubulina, dineína y otras proteínas, pero no de flagelina (Pr, A, Pl). Los flagelos son más largos que los cilios, pero tienen la misma estructura interna. El término undulipodio se refiere tanto a los flagelos como a los cilios de los eucariotas.

**floema** Tejido vascular vegetal que transporta los nutrientes. En los árboles se sitúa debajo de la corteza (Pl-2 a Pl-9).

**flora** Vida vegetal.

**folioso** Dícese de los líquenes que producen estructuras laminares (F-5).

**fosforescencia** Luminiscencia causada por la reemisión de radiación absorbida como luz que continúa después de que haya cesado la incidencia luminosa.

**fotoautótrofo** Organismo capaz de producir todos sus requerimientos energéticos y nutritivos mediante la utilización de la luz visible y de compuestos inorgánicos (M-6, M-7, M-8, Pl).

**fotorreceptor** Acumulación especializada de pigmento que reacciona al ser estimulada por la luz (M, Pr, A).

**fotosíntesis** Producción de compuestos orgánicos a partir de $CO_2$ y agua usando la energía lumínica capturada por la clorofila (M, Pr, Pl).

**fototaxis** Movimiento hacia la fuente lumínica.

**fototropismo** Crecimiento hacia la fuente lumínica.

**fragmoplasto** Véase *placa celular.*

**fronda** Parte laminar, por ejemplo en los helechos (Pl-4) o en las algas marinas (Pr-12, Pr-13).

**frústulo** Yema asexual de tipo larva plánula que con el tiempo se convierte en un pólipo (A-3); cada una de las larvas de las diatomeas (Pr-11).

**fruticoso** Dícese de los líquenes que presentan cuerpos fructíferos erguidos (H-5).

**funículo** Estructura corporal que se parece a un cordón (A).

**fúsulo** Abertura a través de la cual se extiende un pseudópodo (Pr-16).

**gametangio** Órgano o célula en la que se forman los gametos (Pr, H, Pl).

**gameto** Célula reproductiva haploide madura cuyo núcleo se fusiona con el de otro gameto de sexo opuesto para formar un zigoto (Pr, A, Pl).

**gametófito** Generación productora de gametos (haploide, *n*). Se encuentra, por ejemplo, en las plantas con alternancia de generaciones (Pl).

**gametogénesis** Producción de gametos (Pr, A, Pl).

**gamogonia** Serie de divisiones celulares o nucleares que dan lugar a gamontes, individuos que producen núcleos gaméticos o gametos con capacidad de fertilización (Pr-17).

**gamonte** Fase de un organismo productora de gametos; individuo diferenciado sexualmente (Pr-17).

**ganglio** Agregado de células nerviosas (A).

**gap junction** Conexiones intercelulares membranosas y discontinuas que reúnen a las células en tejidos. Se cree que regulan el flujo de iones entre las células (A).

**gástrula** Embrión en el proceso de gastrulación en el que la blástula, con su única capa de células, se convierte en un embrión de tres capas (A).

**gemación** Reproducción asexual por crecimiento de una yema de una célula o de un organismo paterno.

**gémula** Estructura reproductiva asexual; pequeña masa de tejido vegetativo que puede desprenderse y desarrollarse para formar un nuevo individuo (A-2).

**genoma** Dotación completa de material genético de un organismo.

**gérmenes** Microorganismos que causan enfermedades.

**germinación de un quiste** Quiste en proceso de desprender sus esporas o en fase de desarrollo para formar una nueva estructura.

**ginosporófilo** Apéndice foliar que contiene los esporangios femeninos en las plantas con semillas (Pl-5 a Pl-9).

**ginostróbilo** Cono femenino portador de megasporangios, óvulos o semillas (Pl-5 a Pl-9).

**glándula cementadora** En los acantocéfalos (A-12), una glándula que segrega un cemento hacia la vagina de la hembra para obturarla. En los gastrotricos (A-9) y los rotíferos (A-10), una glándula que segrega una sustancia mediante la que los animales se fijan temporalmente a algunos objetos.

**glándula gástrica** Órgano epitelial multicelular que segrega enzimas para la digestión extracelular (A).

**glándula pedia** Glándula que segrega una sustancia adhesiva para la fijación al sustrato (A-9 a A-15) de los animales; en algunos casos la glándula pedia también recibe el nombre de glándula cementante o de tubo adhesivo.

**glicógeno** Carbohidrato de cadena larga compuesto de unidades de glucosa (Pr, A).
**glicólisis** Vía metabólica en la que la glucosa se descompone en ácidos orgánicos y $CO_2$, desprendiendo energía.
**gónada** Órgano animal compuesto de tejidos que producen gametos. Los ovarios producen óvulos y los testículos producen espermatozoides.
**gramnegativo** Que no se tiñe de rojo al ser sometido al método de tinción de Gram. Indica la presencia de determinadas capas componentes de la pared celular (M),
**grampositivo** Que se tiñe de rojo (o violeta) al ser sometido al método de tinción de Gram. Indica la ausencia de determinadas capas componentes de la pared celular.
**grana** Inclusión de un plástido. Se observa como un gránulo diminuto bajo el microscopio óptico, pero se sabe que contiene tilacoides apilados (Pr, Pl).
**gránulos carioides** Esferas intracelulares de pequeño tamaño y aspecto parecido a un núcleo (Pr).

**haplofase** Parte del ciclo vital en la que los individuos son haploides (tienen un solo conjunto de cromosomas).
**haploide** Dícese de las células en las que el núcleo contiene un único conjunto de cromosomas: $1n$ (Pr, H, A, Pl).
**haptonema** Estructura microtubular filamentosa y enroscada usada frecuentemente como punto de inserción o anclaje (Pr-5).
**haustorio** Proyección de una hifa, generalmente hacia el interior de un tejido vascular vegetal. Penetra por entre y hacia el interior de las células del tejido invadido para absorber nutrientes (H).
**haz apical** Haz de cilios de la larva trocófora de los anélidos (A-23).
**hemeritrina** Pigmento respiratorio que contiene hierro, usado para almacenar oxígeno en la sangre de varios invertebrados (A).
**hemocele** Cavidad corporal llena de líquido que funciona como parte del sistema circulatorio.
**hemoglobina** Proteína que contiene hierro usada para el transporte o almacenamiento de oxígeno; se encuentra en la sangre de los animales (A), los nódulos radiculares de ciertas leguminosas (Pl) que tienen bacterias simbiontes (M), y en algunas cepas de *Paramecium* y *Tetrahymena* (Pr).
**herbívoro** Organismo que obtiene nutrientes y energía por medio de la ingestión de plantas o algas.
**hermafrodita** Organismo que tiene simultáneamente órganos reproductivos femeninos y masculinos (Pr, A); dioico (Pl).
**heterocariota** Organismo que consta de un micelio con pares de núcleos estrechamente relacionados, y donde cada núcleo de un par desciende de progenitores diferentes (y, en consecuencia, tienen distintos genotipos) (H).
**heteroconta** Célula biundulipodiada en la que los dos undulipodios son de longitud desigual (Pr).
**heterofásico** Dícese del ciclo vital que incluye estadios distintos, por ejemplo distintivas haplo- y diplofases (Pr, H, A, Pl).
**heterospóreo** Individuo que forma simultáneamente esporas de dos tipos, normalmente microsporas y megasporas.
**heterótrico** Con filamentos o cilios de más de un tipo (Pr-18, Pl).
**heterótrofo** Organismo que obtiene carbono y energía de los compuestos orgánicos producidos por los autótrofos. Son los saprobios, parásitos, carnívoros y otros (M, Pr, H, A).
**hidra** Nombre vulgar de un amplio género de celenterados de agua dulce muy abundantes (A-3).
**hidrogenasa** Enzima que cataliza la descomposición de compuestos orgánicos y libera simultáneamente hidrógeno ($H_2$).
**hifa** Filamento tubular filamentoso. Es un componente del micelio de los hongos (M-15, Pr, H),
**himenio** Capa fértil de tejido que contiene ascas o basidios (H-2, H-3).
**hipermastigino** Heterótrofo móvil con varios miles de undulipodios (Pr-8).
**hipersalino** Más salado que el agua del mar ($>3{,}4 =$ NaCl).
**hipertrofia** Crecimiento desmesurado en talla o en número.
**hipocono** Superficie o hemisferio inferior de la teca de los dinoflagelados (Pr-2).
**hipotecio** Fina capa de hifas entretejidas entre el himenio y el apotecio (F-2).
**hipovalva** Teca o caparazón inferior (Pr).
**histología** Estudio de los tejidos (H, A, Pl).
**histonas** Una clase de proteínas cargadas positivamente que se unen al ADN: tienden a ser ricas en lisina y arginina y se tiñen de verde.
**holocárpico** Dícese del modo de desarrollo en el que el talo se ha convertido enteramente en una o más estructuras reproductivas (Pr, H).
**homeotermo** Organismo de sangre caliente capaz de regular su temperatura corporal alrededor de determinado punto de modo relativamente independiente de las temperaturas externas (A-32).
**homofermentación** Fermentación de la glucosa o de otro azúcar sencillo para producir un solo tipo de ácido (M).
**homólogo** Dícese de las estructuras o comportamientos que han evolucionado de antecesores comunes, incluso si las estructuras o los comportamientos han divergido en su función o su forma.
**homospóreo** Individuo que forma un solo tipo de espora, bien megásporas, bien micrósporas; monoico (Pl-4 a Pl-9).
**huésped** Organismo que proporciona alimento y albergue a simbiontes o parásitos.
**huevo amniótico** Huevo que durante el período de su desarrollo está aislado del ambiente por una cubierta impermeable, como una cáscara, y que es nutritivamente autosuficiente, necesitando sólo un intercambio gaseoso con el exterior (A-32).
**huso mitótico** Estructura microtubular formada durante la mitosis y responsable del movimiento hacia los polos de los cromosomas (Pr, H, A, Pl).
**Hydrozoa** Una clase de los celenterados (A-3).

**inclusiones cristalinas** Estructuras intracelulares en forma de cristal o regularmente dispuestas.
**indusio** Tejido reproductivo en un fronde de helecho; protuberancia en la que se desarrollan los soros (Pl-4).
**iridiscencia** Luz blanca que al ser reflejada produce los colores del arco iris.
**isoconta** Célula undulipodiada en la que los undulipodios son de igual longitud (Pr).
**isogamia** Formación de gametos de sexos opuestos con un mismo tamaño y morfología (Pr).
**isoprenoide** La unidad $C_5H_{10}$ de ciertos compuestos orgánicos. Se sintetiza a partir de la combinación de unidades de isopentenil pirofosfato. Ejemplos de isoprenoides son los carotenoides, los esteroides y el fitol.

**labro** Parte de la boca de un animal. Labio superior de los insectos (A-27).
**lámina cingular** Estructura intracelular plana situada en el centro de la célula (Pr).
**larva actinotropa** Larva forónida de vida libre (A-17).
**larva infusoriforme** Mesozoo inmaduro ciliado (A-5) producido por una célula germinal rombógena.
**larva tornaria** Forma ciliada inmadura de algunos hemicordados enteropneustos (A-31).
**larva trocófora** Larva marina, ciliada, de vida libre (A-19, A-23).
**larva velígera** Estadio postrocoforal de muchos moluscos (A-19).
**larva** Forma inmadura de un animal. Es morfológicamente distinguible del adulto (A-27, A-32).
**lemnisco** Reservorio lleno de líquido usado por los gusanos acantocéfalos para proyectar su probóscide al exterior (A-12).
**leucosina** Lípido de reserva que se encuentra generalmente en las vesículas membranosas de los crisófitos (Pr-4).
**lípido** Una clase de compuesto orgánico soluble en solventes orgánicos, pero no en solventes acuosos. Incluye grasas, ceras, esteroides, fosfolípidos, carotenoides y xantofilas.
**lóbulo cefálico** Parte anterior de la región del protosoma en los pogonóforos (A-28).
**lofóforo** Reborde alrededor de la boca cuya función es la captura de presas; soporta a unos tentáculos huecos cubiertos de cilios (A-16 al A-18).
**lofotrico** Que lleva haces de flagelos polares (M) o de undulipodios polares (Pr-8).
**lóriga** Vaina, caparazón, valva o teca protectora segregada por el propio animal.
**luminiscencia** Véase *bioluminiscencia*.

**macrogametos** Gametos de gran tamaño. En la mayoría de los casos, son los gametos femeninos.
**macronúcleo** El mayor de los dos tipos de núcleos de los ciliados (Pr-18). Lugar donde se sintetiza el ARN. Contiene varias copias de cada gen. Es necesario para la división y el crecimiento asexual.
**madreporito** Terminación aboral externa del sistema hídrico vascular de los equinodermos (A-29).
**manto** Envoltura, recubrimiento; pared celular que segrega un caparazón (A-19).
**manubrio** Protrusión que envuelve a la boca (por ejemplo en los hidrozoos, A-3).
**m-ARN** (ARN mensajero) ARN producido a partir de una polimerización dirigida por ADN que forma piezas del tamaño justo para poder transportar la información para la síntesis de una o de varias proteínas.
**mástax** Aparato dentado masticador en la faringe de los rotíferos (A-10).
**mastigonema** Apéndice lateral compuesto por undulipodios.
**mastigonemado** Microorganismo eucariota móvil gracias a undulipodios; eucariota «flagelado».
**médula** Parte interior de una glándula o de otra estructura rodeada por un córtex (A).
**médula** Tejido, normalmente parenquimatoso, que ocupa el centro de un tallo en el interior del cilindro vascular de una planta (Pl-2 a Pl-9).
**medusa** Estadio de vida libre (diplofase) con aspecto acampanado o de paraguas en el ciclo vital de muchos celenterados (A-3).
**megáspora** Espora haploide que se forma a partir de una célula madre de la megáspora; dará lugar al gametófito femenino (Pl-4 a Pl-9).
**megasporangio** Estructura en la que se desarrollan los productos meióticos femeninos; normalmente produce de una a cuatro megásporas (Pl).
**meiosis gamética** Meiosis producida justo antes de la gametogénesis.
**meiosis zigótica** Meiosis que se produce justo después de la formación del zigoto.
**meiosis** Una o dos divisiones nucleares, mediante las que el número de cromosomas se reduce a la mitad (Pr, H, Pl, A).
**membranas respiratorias** Membranas intracelulares en las que hallan los enzimas para la respiración, tanto en la respiración oxigénica, como en la respiración del nitrato (por ejemplo, en las mitocondrias y las bacterias).
**membranela** Orgánulo formado por la fusión de hileras de cilios adyacentes (Pr-18).
**meristema** Tejido vegetal compuesto por células indeferenciadas de activa división.
**merozoíto** Estadio del ciclo vital; es una fase de reproducción asexual (agameto) producido por múltiples divisiones de un trofozoíto (Pr-19).
**mesdoglea** Capa gelatinosa no celular formada entre el endodermo y el ectodermo (A-2, A-3).
**mesénquima** Material gelatinoso que contiene amebocitos u otras células (A-1, A-2); tejido embriónico no especializado que dará lugar al tejido circulatorio y conjuntivo (A).
**mesocele** Zona del medio en el celoma de muchos deuteróstomos (A).

**mesodermo** Capa del medio del tejido corporal (entre el endodermo y el ectodermo) formada en la gastrulación (A).
**mesosoma** 1) Región del medio del cuerpo de los pogonóforos (A-28); 2) estructura membranosa asociada con la secreción de ADN en las bacterias en proceso de división (M).
**metabolismo** Suma de la secuencia de reacciones químicas catalizadas por enzimas que se efectúan en las células y en los organismos.
**metacele** Parte del tronco del celoma de un ectoprocto (A-16).
**metamorfosis** Transición relativamente brusca de una fase inmadura a una fase intermediaria o adulta (por ejemplo de renacuajo a rana).
**metatroca** Banda mediana de cilios en una larva trocófora (A-19, A-23).
**Metazoa** Reino de los Animales; excluye a los protoctistas (protozoos).
**micelio** Masa de hifas que constituyen el cuerpo de un hongo o de un protoctista de tipo fúngico (Pr-24 a Pr-27, F).
**micorriza** Asociación entre las hifas de un hongo y las raíces de una planta.
**microaerofílico** Organismo aerobio que requiere una concentración de oxígeno menor que la normal (menos del 20 % en volumen).
**microbio** Organismo microscópico.
**microcisto** Estructura de tipo espora resistente a la desecación que se desprende de cuerpos fructíferos bacterianos y puede dar lugar a una nueva bacteria (M-16).
**microfibrilla** Cualquier estructura sólida, delgada, de consistencia fibrosa y proteínica, que se encuentra en el citoplasma de las células eucariotas; algunas participan en la motilidad del organismo (Pr, A).
**microfilamento** Véase *microfibrilla*.
**microgameto** Gameto pequeño, típicamente masculino (Pr, Pl).
**micronúcleo** El más pequeño de los dos tipos de núcleos en los ciliados (Pr-18). No sintetiza ARN mensajero. La mayoría son diploides y son necesarios para la meiosis y autogamia, pero no para el crecimiento y la división asexual.
**micropaleontología** Estudio de los microbios y fragmentos microscópicos de organismos fósiles.
**micrópilo** Parte de la flor; es la abertura del tegumento del óvulo a través de la cual se introduce el tubo polínico (Pl-4 a Pl-9).
**microsporangio** Estructura en la que se forman los productos meióticos masculinos. Produce varias microsporas (Pl).
**microsporas** Esporas haploides que se desarrollan a partir de una célula madre de la microspora. Darán lugar al gametófito masculino (Pl-4 a Pl-9). Es una planta con flores (Pl-9) se transforma en un grano de polen.
**microsporofilo** Apéndice foliar que contiene microsporangios (Pl).
**microstróbilo** Pequeño cono masculino (Pl).
**microtúbulos** Estructuras intracelulares proteínicas, delgadas y huecas, la mayoría de las cuales tienen un diámetro de 24 nm. Se encuentran en los axópodos, axonemas, husos mitóticos, undulipodios, haptonemas, prolongaciones de las células nerviosas (axones y dentritas) y otras estructuras intracelulares. A menudo, su formación puede ser inhibida por la colchicina (Pr, H, A, Pl),
**microvillis** Proyecciones diminutas a modo de dedos que se extienden a partir de la membrana plasmática de las células (A).
**mionema** Orgánulo fibrilar que tiene una función contráctil (Pr-18).
**miosina** Una de las dos proteínas principales del músculo, en el que constituyen los filamentos gruesos (A); también se encuentra en los filamentos que participan en la motilidad de los protoctistas (Pr).
**mitocondria** Orgánulo en el que la energía química de los compuestos reducidos (moléculas de alimento) es transferida a moléculas de ATP por medio de la respiración oxigénica.
**mitosis** División nuclear en la que los pares duplicados de cromosomas se sitúan en la placa ecuatorial del núcleo, se separan en sus centrómeros y forman dos conjuntos idénticos. La subsiguiente división de la célula producirá, en consecuencia, dos células hijas idénticas.
**mixospora** Espora y otro estadio resistente a la desecación de las micobacterias (M-16).
**mol** Cantidad de una sustancia que contiene un número estándar (el número de Avogrado- $6023 \times 10^{23}$) de átomos o de moléculas. Cantidad de una sustancia cuya masa en gramos es igual al peso atómico o molecular de la sustancia.
**monocariótico** Organismo que forma un micelio cuyos núcleos descienden de un único progenitor (H).
**monocotiledónea** Planta perteneciente a un *subphylum* de las angiospermas (Pl-9). Incluye las plantas con un solo cotiledón en la semilla.
**monofilético** Dícese de un rasgo o de un grupo de organismos que derivan directamente de un antecesor común.
**monoico** Hermafrodita. Con las anteras (partes masculinas) y los carpelos (partes femeninas) en el mismo organisno, tanto en la misma flor, como en flores distintas (Pl).
**monoplanético** Dícese de las especies que producen sólo un tipo de zoosporas y en las que sólo hay un período de liberación de las esporas (Pr-27).
**monopódico** Con un eje de crecimiento principal (Pl) o con un solo pseudópodo (Pr).
**monosacárido** Azúcar simple, como la glucosa o la ribosa.
**morfogénesis** Desarrollo del tamaño, la forma y otras características estructurales de un organismo.
**morfología** Estudio de la forma y la estructura.
**movimientos peristálticos** Sucesivas contracciones y relajaciones de los músculos transversales de los órganos tubulares que producen un movimiento continuo de fluido en una dirección.
**mucílago** Sustancia cementante segregada por las células, compuesta en parte de polisacáridos que contienen nitrógeno.

**mucopolisacárido** Miembro de una clase de polímeros compuestos por azúcares sencillos con grupos nitrogenados.
**muda** Desprendimiento de toda o parte de una cubierta exterior, como una cutícula, una piel o plumas (A),

**nebenkörper** En algunas amebas, corpúsculo denso en la superficie del núcleo compuesto de simbiontes obligados.
**nefridio** Órgano excretor de muchos invertebrados (A).
**nefridioporo** Poro de salida de los residuos segregados por el nefridio (A).
**nefrostoma** Abertura interior, ciliada y en forma de embudo, del nefridio de los animales celomados.
**nematocisto** Cápsula que contiene un filamento pegajoso que se usa para el anclaje, la defensa o la captura de presas. Algunos, por ejemplo los cnidoblastos de los celenterados (A-3), contienen sustancias venenosas o paralizantes.
**nematógeno** Estadio en el ciclo vital de los mesozoos (A-5) en el que el organismo mesozoo vive en un hospedador cefalópodo, y es de tipo vermicular y ciliado.
**nerviación dicótoma** Venas o nervios que se ramifican, como en las hojas, frondes o alas.
**nicho** Papel que representan los miembros de una especie en una comunidad biológica.
**nitrogenasa** Complejo enzimático que contiene hierro y molibdeno. Convierte el nitrógeno atmosférico en nitrógeno orgánico (M-2, M-7, M-9).
**nódulos radicales** Protuberancias esféricas en la raíz de las plantas leguminosas. Contienen bacteroides fijadores de nitrógeno.
**notocordia** Bastón largo y elástico que actúa como un esqueleto interno en el embrión de los cordados; es reemplazado por la columna vertebral en la mayoría de los cordados adultos.
**núcleo generativo** Núcleo capaz de dividirse, o de ser fertilizado y de dividirse a continuación.
**núcleo somático** Núcleo incapaz de posteriores divisiones o de ser fertilizado y dividirse posteriormente (Pr-17, Pr-18, A).
**nucleocitoplasma** La porción de la célula eucariota que incluye al núcleo y a sus membranas e inclusiones, pero que excluye orgánulos como los plástidos y las mitocondrias (Pr, H, A, Pl).
**nucleoide** Estructura que contiene el ADN de las células procariotas; no se halla rodeado por una membrana (M).
**nucleolo** Estructura en el interior del núcleo celular. Contiene ADN, ARN, proteínas y precursores de los ribosomas (Pr, H, A, Pl).
**núcleo** Orgánulo de gran tamaño envuelto por una membrana que contiene la mayor parte de la información genética de la célula en las moléculas de ADN (Pr, H, A, Pl).
**nucleótido** Unidad de ácido nucleico, compuesta por una base nitrogenada, un azúcar (ribosa o desoxirribosa) y fosfato.
**nudo** Punto de unión, típicamente hinchado y duro, de dos entrenudos en los tallos o las ramas; puede contener una o varias hojas (Pl).

**nummulites** Fósil foraminífero del Cenozoico, de gran tamaño; su caparazón tiene forma esférica (Pr-17).

**ocelo** Ojo o mancha ocular (Pr, A).
**oídio (blastoconidio)** Célula de pared fina que se desprende de una hifa y funciona como una espora (H).
**oocisto** Estructura de pared gruesa y resistente a la desecación por medio de la cual los esporozoos son transmitidos de huésped en huésped.
**oocito** Célula que, con el tiempo, se convertirá en un óvulo (A).
**oogamia** Modo de reproducción sexual; anisogamia en la que uno de los gametos (el óvulo) es grande e inmóvil, mientras que el otro (el espermatozoide) es más pequeño y móvil (Pr, A).
**oogonio** Órgano sexual femenino unicelular que contiene uno o más óvulos (Pr).
**oosfera** Gameto femenino de gran tamaño, pared delgada e inmóvil (Pr).
**opalino** De un blanco brillante; que tiene parecido con la sílice amorfa (ópalo).
**opérculo** Recubrimiento, tapadera (Pr, H, A, Pl).
**órgano adhesivo** Órgano para la unión; por ejemplo, en algunos platelmintos (A-6).
**órgano cerebral** Organo sensorial de los nemertinos (A-7) con una función desconocida.
**orgánulo** «Órgano de pequeño tamaño»; estructura intracelular distintiva, compuesta de un complejo de macromoléculas y de pequeñas moléculas. Ejemplos de ello son las mitocondrias, los núcleos y los lisosomas.
**ósculo** Abertura excurrente de las esponjas (A-2).
**osmorregulador** Célula, órgano u organismo que puede regular su concentración de sustancias disueltas a pesar de la existencia de cambios en el medio en que se encuentra.
**osmótrofo** Que obtiene alimento directamente por absorción de compuestos alimenticios del tamaño de una molécula a través de membranas.
**ostio** Canal inhalante de una esponja (A-2).
**ostiolo** Poro del cuerpo fructífero.
**ovario** Órgano femenino multicelular reproductivo (A, Pl).
**ovovivíparo** Dícese del modo de reproducción sexual en el que los huevos de los embriones se desarrollan en el interior del cuerpo de la madre pero no reciben alimento ni otras contribuciones metabólicas de su progenitor. Los descendientes surgen como adultos de pequeño tamaño (A, Pl).
**óvulo** En las plantas con semillas, es el megasporangio; contiene tejido especializado y una ovocélula que, tras la fertilización, se convertirán en la semilla (Pl-5 a Pl-9).

**palinología** Estudio del polen y de las esporas.
**palmeado** De forma plana y aspecto parecido a la palma de una mano; estructura laminar con extensiones radiales.
**papila postanular** Pequeña papila o protuberancia que probablemente segrega quitina para la formación del tubo en algunos animales; parte de un pogonóforo (A-28).

**papila** Protuberancia de pequeño tamaño.
**paráfisis** Uno de los tricomas que rodean el óvulo en el oogonio de los feófitos (Pr-12) y en los musgos (Pl-1).
**paramilo** Carbohidrato compuesto de unidades de glucosa. Constituye la reserva alimenticia de algunos protoctistas (Pr-5, Pr-6).
**parápilo** Abertura tubular de la cápsula central de los radiolarios del suborden Phaeodorina (Pr-16).
**parápodo** Apéndice carnoso en los segmentos de los gusanos poliquetos (A-23).
**paraprocto** Uno de los pares de lóbulos ventrolaterales que rodean el ano de los insectos (A-27).
**parásito obligado** Organismo que es incapaz de sobrevivir y crecer cuando es separado de su huésped.
**parásito** Organismo que vive sobre o dentro de un organismo de una especie distinta y obtiene alimentos de él.
**pared celular** Estructura exterior a la membrana plasmática producida por las células. Generalmente es rígida y se compone de celulosa y lignina en las plantas (Pl), de quitina en los hongos (H), y de peptidoglicanos (ácido diaminopimélico, ácido murámico y péptidos) en las bacterias (M). En los animales está ausente y en los protoctistas (Pr) puede estar ausente a ser de variada composición.
**pared de la espora** Complejo envolvente de la espora, rígido y resistente. Se compone de peptidoglicano impregnado de ácido dipicolínico (M-2, M-4, M-11) o de esporopolenina (Pl).
**parénquima** Tejido compuesto de células vegetativas no especializadas (Pr, H, Pl).
**partenogénesis** Proceso por el cual un organismo se desarrolla a partir de un huevo no fertilizado (A).
**patógeno** Organismo que desarrolla enfermedades (M, H, Pr, A).
**pebrina** Enfermedad de los gusanos de seda (A-23).
**pecíolo** Pedúnculo de una hoja (Pl-5 a Pl-9).
**pectina** Complejo de hidratos de carbono que se encuentra entre las células vegetales y en sus paredes celulares (Pl).
**pedúnculo axial** Pie u otra estructura análoga que permite mantenerse en posición erguida.
**pedúnculo** Estructura parecida a un tallo con una base para el anclaje de los organismos (Pr, A).
**pelágico** Que vive en mar abierto.
**película** Capa exterior de una célula u organismo; es típicamente delgada y compuesta de sustancias proteínicas. Cubre la membrana plasmática.
**pelta** Abultamiento en el extremo anterior del axostilo (Pr-8).
**perífisis** Cortas hifas estériles (Pr, H).
**perióstraco** Capa externa de sustancia proteínica en las conchas (A-18, A-19).
**periscopio** Cobertura exterior rugosa en las esporas de algunas plantas vasculares (Pl-2 a Pl-4), especialmente en los helechos.
**peristoma** Anillo dentado que rodea la abertura de la cápsula que contiene las esporas de los musgos (Pl-1).
**peritecio** Ascocarpe cerrado con un poro, u osticlo, en su punto apical, y con una pared propia (H-2).
**peritoneo** Membrana mesodérmica que rodea la cavidad visceral (celoma verdadero) y forma un recubrimiento externo de los órganos viscerales (A).
**perítrico** Que tiene flagelos distribuidos uniformemente por toda su superficie corporal (M).
**pétalo** Parte de la flor; una de las hojas de la corola (Pl-9).
**pH** Escala para la medida de la acidez de las soluciones acuosas; el agua pura tiene un pH de 7 (neutro); mientras que las soluciones con un pH mayor que 7 son alcalinas y las de pH menor de 7 son ácidas.
**picnidio** Cuerpo fructífero hueco recubierto en su interior por conidióforos (H).
**picnótico** Que se tiñe de un color muy oscuro, como en el caso de los núcleos no germinativos o los de las células moribundas (Pr, A, F, PL).
**pie ambulacral** Pie controlado hidráulicamente que forma parte del sistema vascular hidráulico de los equinodermos (A-29).
**píleo** Sombrero o parte superior de ciertos ascocarpos y basidiocarpos (F-2, F-3). El sombrero de una seta.
**pilidium** Estadio larval de vida libre en un nemertino (A-7).
**pinacocitos** Células epiteliales de las esponjas (A-2).
**pinna** Folíolo o división primaria de una hoja compuesta pinnada. Las pinnas se disponen a lo largo de un eje y en hileras opuestas (Pl).
**pínnula** Subdivisión de una pinna (Pl).
**pinocitosis** Ingestión, por parte de una célula, de gótulas de líquido, que, tras ser englobadas, son incorporadas al citoplasma (Pr, A).
**pirenoide** Estructura proteínica en el interior de algunos plástidos; actúa como un centro para la formación de almidón (Pr, Pl).
**piriforme** Con la forma de una pera o de una gota.
**placa celular** Fragmoplasto; estructura membranosa que se forma en el ecuador del huso mitótico durante la división celular y representa el lugar de formación de la nueva pared celular entre las células hijas (Pr, Pl).
**placa ciliar** Estructura corporal ciliada usada por los ctenóforos para la natación (A-4).
**placa sensorial** Masa apical de tejido nervioso de las larvas trocóforas (A-23).
**placenta** Estructura temporal parcialmente formada por el recubrimiento del útero y en parte formada por las membranas externa del embrión. La placenta facilita el intercambio de nutrientes y sustancias residuales entre el embrión y la madre (A-32).
**plancton** Organismos microscópicos o de pequeño tamaño que viven suspendidos en el agua; comprende organismos fotosintéticos y heterótrofos (Pr, A).
**planogameto** Gameto móvil con dos undulipodios (Pr).
**planta pionera** Planta entre las primeras en colonizar una área desprovista de vegetación.

**plánula** Larva ciliada de vida libre de los celenterados (A-3).
**plasmalema** Membrana citoplasmática; membrana celular; envoltura celular; membrana plasmática.
**plasmodio** Masa multinucleada de citoplasma con ausencia de fronteras celulares internas (membranas, paredes); sincitio (Pr-23, Pr-24).
**plasmogamia** Fusión de dos células o protoplasmas sin la fusión concomitante de los núcleos (Pr, F).
**plástido** Orgánulo citoplasmático con pigmentos fotosintéticos (por ejemplo un cloroplasto), o su derivado no fotosintético (por ejemplo un leucoplasto) (Pr, Pl).
**podio** 1) Extensiones del citoplasma de una célula con función locomotora o de captura de alimento; 2) pie tubular de un equinodermo (A-29).
**poiquilotermo** Organismo incapaz de regular internamente su temperatura corporal (A).
**polifilético** Dícese de una característica o de un grupo de organismos que deriva de diferentes antepasados por evolución convergente.
**poliloidización** Producción de células cuyos núcleos contienen más cromosomas que los del estado diploide.
**polimastigino** Heterótrofo móvil por medio de no muchos (menos de 16) undulipodios (Pr-8).
**polimorfismo** Diferencias morfológicas o genéticas entre individuos que son miembros de una misma especie.
**pólipo** Una de las formas corporales de los celenterados; es un cilindro cerrado y fijo al sustrato por uno de los extremos y abierto por el otro, el cual presenta una boca rodeada de tentáculos.
**polisacárido** Hidrato de carbono compuesto de varias unidades monosacáridas reunidas para formar largas cadenas; son polisacáridos el almidón, la celulosa, el glicógeno y el paramilo.
**porfirina** Compuesto orgánico heterocíclico que contiene nitrógeno. Moléculas relacionadas son la clorofila y los grupos hemo.
**poro apical** Abertura en el ápice de una estructura o de un organismo.
**poro genital** Abertura de salida de los huevos fertilizados (A).
**posterior** Perteneciente a la parte trasera.
**presión hidrostática** Presión que ejerce un líquido en las paredes del recipiente que lo contiene.
**presoma** Región corporal retráctil, en forma de tonel, situada en la parte anterior del tronco de los priapúlidos (A-20).
**primordio foliar** Excrecencia lateral que se transformará en una hoja (Pl).
**probóscide** Protrusión tubular o prolongación de la cabeza o del hocido (Pr, A).
**proboscis** Véase *probóscide*.
**procariota** Célula u organismo compuesto de células que carece de un núcleo rodeado por una membrana, de orgánulos rodeados por membranas, y de ADN cubierto por proteínas de tipo histona (M).
**prolóculo** Cámara inicial formada por los foraminíferos de vida libre; precede a la teca madura, multicameral (Pr-17).
**prosteca** Pedúnculo (M-14).
**protalo** Gametófito joven (Pl-1 a Pl-4).
**protandria** Impedimento de la autofertilización en los animales hermafroditas por producción de esperatozoides y de óvulos en distintos períodos (primero, los espermatozoides).
**protocele** Parte anterior del celoma en los ectoproctos de agua dulce (A-16).
**protonefridio** Órgano excretor tubular rudimentario; tiene un extremo cerrado, normalmente ocupado por una célula flamígera ciliada, y el otro extremo abierto (poro) a través del cual expulsa las sustancias residuales recogidas (A).
**protonema** filamento producido al germinar la espora (Pl-1, Pl-4).
**protoplasma** Núcleo y citoplasma de una célula después de suprimir la pared celular.
**protosoma** Parte anterior de los pogonóforos (A.28),
**protostoma** Una serie del grado Celomata; incluye a todos los animales en los que el blastoporo se transforma en la boca (A-6 a A-15).
**prototroca** Banda de cilios en la parte apical de una larva trocófora (A-19, A-23).
**protuberancia flagelar** Región hipertrofiada en la base de un undulipodio causada por un abultamiento local de la membrana plasmática (Pr).
**psamófilo** Organismo que vive en la arena, especialmente en los espacios entre los granos de arena (Pr, A).
**pseudoceloma** Cavidad del cuerpo de los animales rodeada tanto por el endodermo como por el ectodermo (no sólo por el mesodermo) (A-9 a A-15).
**pseudópodo** Protrusión temporal citoplasmática en una célula ameboide; se usa para la locomoción y para la alimentación por fagocitosis (Pr, A),
**psicrófilo** Organismo cuya óptima temperatura ambiente se sitúa por debajo de los 15 °C (M, Pr).
**psitacosis** Enfermedad de las aves causada por una rickettsia (M-1); puede contagiarse a los hombres.
**púsula** Vesícula intracelular llena de líquido que responde a los cambios de presión (Pr-2).

**quelíceros** En algunos artrópodos, el primer par de apéndices; por ejemplo, los usados por los arácnidos para la captura y la trituración de las presas (A-27).
**queratina** Una de las clases de proteínas resistentes y fibrosas componentes del pelo, la piel, las uñas y los cuernos (A).
**quimioorganótrofo** Organismo que requiere compuestos orgánicos como fuente de energía y de carbono.
**quimiosíntesis** Producción de compuestos orgánicos utilizando compuestos inorgánicos como fuente tanto de carbono como de energía.
**quiste** Forma encapsulada de uno o varios organismos. A me-

nudo, representa un estadio de reposo y se forma en respuesta a condiciones ambientales extremas (Pr, A).
**quitina** Polímero de glucosamina rígido y resistente, compuesto de polisacáridos complejos que contienen nitrógeno. Es un componente de los exoesqueletos (A) y de las paredes celulares (Pr, H).

**rádula** Órgano dentado de consistencia córnea de los moluscos (A-19). Se utiliza para rascar el sustrato y obtener alimento, y para transportarlo a la boca.
**raíz adventicia** Raíz que crece en un lugar anormal, por ejemplo en las hojas o en el tallo.
**raíz coraloide** En las cícadas (Pl-5), raíz especializada que contiene capas verdes de tejido formadas por cianobacterias (M-7).
**ramificación falsa** Crecimiento de una estructura filamentosa en la que se produce una ramificación aparente causada por un deslizamiento lateral entre dos hileras de células. Sólo hay dos puntos de crecimiento simultáneamente activos en cada célula (M, Pr).
**ramificación verdadera** Crecimiento de una estructura filamentosa producida por la presencia de tres puntos de crecimiento en la misma célula; véase *ramificación falsa* (M, Pr, H).
**raquis** Eje del que salen las pinnas o folíolos de un fronde o de una hoja (Pl-4 a Pl-9).
**receptáculo seminal** Órgano o recipiente que recibe el semen (A).
**recombinación** Aparición, en los descendientes, de combinaciones genéticas distintas de las combinaciones de los padres.
**región pleural** Costados membranosos del tórax de los insectos (A-27).
**regolito** Capa de material suelto (consistente en partículas del suelo, sedimentos o fragmentos de roca) que cubre la roca sólida.
**relacion GC** Proporción de los pares de bases nitrogenadas de guanina y citosina respecto al número total de bases del ADN. Se cree que una gran diferencia en la relación GC permite excluir la existencia de una relación filogenética entre organismos (M, H).
**reproducción sexual** Forma de reproducción en la que los individuos tienen más de un progenitor.
**respiración** Degradación oxidativa de las moléculas alimenticias, con desprendimiento de energía. El aceptor terminal de electrones es inorgánico; puede ser el oxígeno (M, Pr, H, A, Pl) o, en los organismos anaerobios, el nitrato, sulfato o nitrito (M).
**retículo endoplasmático** Extensivo sistema de membranas en el interior de las células eucariotas. Recibe el nombre de granulado si está cubierto por ribosomas y de liso o agranulado si no lo está (Pr, A, Pl).
**reticulópodo** Pseudópodo que forma parte de una red de pseudópodos interconectados (Pr-17).
**ribosoma** Orgánulo esférico compuesto de proteína y ácido ribonucleico. Es donde se efectúa la síntesis de las proteínas.
**rizoide** Estructura de tipo raíz con función de anclaje y de absorción (Pr, Pl-1).
**rizoma** Tallo horizontal subterráneo. Histológicamente es distinto de la raíz; los brotes surgen cerca de sus extremos (Pl).
**rizomicelio** Sistema rizoidal lo bastante extenso como para parecerse superficialmente a un micelio (Pr-26).
**rizoplasto** Filamento estriado proteínico que conecta el núcleo y el cuerpo basal; algunos son sensibles al calcio y contráctiles (Pr).
**rodoplasto** Plástido rojo; es la estructura fotosintética rodeada por una membrana de las células de los rodófitos (Pr-13).
**rombógeno** Estadio sexualmente maduro en el ciclo vital de los mesozoos (A-5). Sólo se alcanza cuando la población es muy densa.
**roseta** Estructura en forma de estrella compuesta de filamentos radiales.

**saco embrional** Gametófito femenino que está compuesto, en su madurez, por un núcleo germinativo y núcleos accesorios (Pl-9).
**sámara** Fruto de una sola semilla, indehiscente y alado (Pl-9).
**saprobio** Organismo que excreta enzimas digestivos extracelulares y absorbe materia orgánica muerta (Pr, H).
**saprófito** Véase *saprobio*.
**Scyphozoa** Clase de los celenterados (A-3); medusa.
**segmentación** Sucesivas divisiones celulares del zigoto para formar la blástula (A).
**semen** Complejo fluido nutritivo en el cual los gametos masculinos son transferidos a la hembra (A).
**sépalo** Parte de la flor; una de las hojas del cáliz (Pl-9).
**septo** Tabique en un plasmodio, tricoma o hifa (M, Pr, H).
**sésil** Unido al sustrato, sin capacidad de desplazamiento.
**sifón** Órgano tubular utilizado para aspirar o expeler fluidos (Pr, A).
**signo sexual** Designación de un organismo individual para distinguirlo de otros capaces de copular o fusionarse con él; los individuos de un mismo signo sexual no pueden copular entre ellos; en muchas especies, los individuos de distinto signo sexual son indistinguibles, excepto por su atracción respecto a otro individuo; algunas especies tienen centenares de signos sexuales (M, Pr, H, Pl).
**simbiosis** Asociación íntima y prolongada entre dos o más organismos de especies distintas.
**simetría bilateral** Disposición anatómica en la cual las mitades izquierda y derecha de un organismo son aproximadamente imágenes especulares.
**simetría radial** Disposición regular de las partes alrededor de un eje longitudinal; cualquiera plano que corte este eje divide al objeto u organismo en mitades iguales o similares.
**sincitio** Masa multinucleada de citoplasma carente de separaciones internas (membranas, paredes) (Pr, A). Véase *cenocítico, plasmodio*.
**sistema ambulacral** Sistema vascular hídrico; conjunto de ca-

nales hidráulicos que derivan del celoma y que contienen tubos o pies ambulacrales usados para la locomoción, el intercambio de gases, la manipulación del alimento y la captación sensora (A-28).
**solenocito** Célula undulipodiada del extremo interior de los tubos protonefrídicos; se diferencia de las células flamígeras porque tiene un único undulipodio largo (A).
**soma** Parte del cuerpo de un organismo que carece de continuidad genética, a diferencia de los gametos (óvulos y espermatozoides) o de las estructuras reproductivas (yemas y esporas) que sí tienen dicha continuidad en el tiempo.
**soredio** Estructura reproductiva asexual de los líquenes; fragmento que contiene tanto hifas fúngicas como células algales (H-5).
**sorocarpo** Cuerpo fructífero (F, Pr, Pl).
**sorogénesis** Desarrollo de los cuerpos fructíferos (Pr-22, Pl-4).
**soro** Grupo de esporangios o esporas (Pl, H), como los que se encuentran en el envés de los frondes de los helechos.
**surco** En la hipovalva de los dinoflagelados (Pr-2), hendidura en la que se encuentra el undulipodio longitudinal.
**sustrato** 1) base en la que un organismo se halla fijado, por ejemplo una roca o una concha. 2) Compuesto sobre el que actúa un enzima.

**talo** Cuerpo vegetativo simple, aplanado y laminar que no se diferencia en órganos como las hojas o las raíces (Pr, F, Pl).
**teca** Caparazón, cubierta rígida, valva (Pr, A).
**tegumento** Piel o capa envolvente de un organismo (Pr, H, A, Pl).
**tejido epitelial** Tejido que recubre la superficie interior o exterior de un cuerpo o de una estructura (A, Pl).
**tejido** Agregación de células similares organizadas en una unidad funcional; los órganos están compuestos de tejidos (Pl, A).
**telotroca** Círculo antiapical de cilios de la larva trocófora (A-19, A-23).
**terguito** Placa corporal en la superficie dorsal de los artrópodos (A-27).
**termófilo** Organismos cuya temperatura ambiental óptima se encuentra por encima de los 30 °C.
**tetraesporangio** Estructura en la que se forman las tetraesporas (Pr-13, Pr-15).
**tetraespora** Una de un grupo de cuatro esporas, producidas por meiosis, que dará lugar a talos haploides (Pr-13, Pr-15, Pl).
**tilacoide** Laminilla membranosa fotosintética que, apilada con muchas otras, constituye la grana de los cloroplastos.
**tórax** En los cordados, el pecho, la parte corporal que contiene el corazón y los pulmones (A-32); en los artrópodos, segmentos membranosos entre la cabeza y el abdomen que contienen tres pares de patas.
**tracto alimentario** Tracto digestivo o gastrointestinal que se extiende desde la boca hasta el ano y cuya función es digerir y absorber nutrientes (A).
**tráquea** Tubo conductor de aire (A-27, A-32).
**traqueófito** Planta vascular; planta que tiene xilema y floema (Pl-2 a Pl-9).
**tricocisto** Orgánulo bajo la superficie de muchos ciliados (Pr-18) y de algunos mastigonemados o flagelados (Pr-8); es capaz de dispararse repentinamente para capturar a las presas.
**tricoma** Filamento consistente en una hilera de células conectadas (M, H, Pr, Pl).
**tripanosomiasis** Enfermedad causada por una infección por tripanosomas (Pr-8); es transmitida por la mosca tse-tse.
**trofozoíto** Estadio del ciclo vital vegetativo de los Apicomplejos (Pr-19).
**trompa** Delgada parte anterior del cuerpo de algunos animales (A-21) que puede invaginarse totalmente hacia el interior del tronco.
**trophi** Círculo especializado de cilios recubiertos por una cutícula, que forma la mandíbula de los rotíferos (A-10).
**tubo criboso** Tubo vertical tapizado de celulosa que compone el floema de las angiospermas (Pl-9) y que consta de células conductoras de sabia elaborada.
**tubo polínico** Estructura reproductiva masculina de las plantas. Tubo nucleado producido por la germinación del grano de polen; crece hacia el interior del estilo del pistilo, transportando los núcleos masculinos hasta los núcleos femeninos sitos en el ovario (Pl-5 a Pl-9).
**túbulos de membrana** Estructuras tubulares intracelulares compuestas de proteínas que catalizan reacciones respiratorias (M).

**ultraestructura** Estructura muy detallada de células y órganos; estructura visible por medio del microscopio electrónico de transmisión.
**undulipodio** Cilio o «flagelo» eucariota; usado principalmente en la locomoción y alimentación (Pr, A, Pl); véase la figura 2 de la introducción.
**uroide** Protuberancia en forma de cola.
**útero** En los mamíferos, la cámara del tracto reproductivo femenino en el que se desarrollan los descendientes, recibiendo alimento antes de su nacimiento (A-32).

**vaina contráctil** Envoltura externa capaz de contraerse. Por ejemplo, la cobertura de la cola de las ascidias (A-32).
**vaina foliar** Envoltura de tejido de la base de la hoja (Pl-5 a Pl-9).
**vaina mucilaginosa** Capa externa de las bacterias compuestas típicamente de mucopolisacáridos (M).
**valva** Teca, caparazón, cubierta dura (Pr, A).
**vena** 1) Costilla que soporta las alas de los insectos (A-27). 2) Vaso que transporta sangre desde los capilares hasta el corazón (A-32). 3) Conducción para los fluidos de una hoja (Pl).
**vermiforme** De forma agusanada.
**vesícula anfiesmática** Bolsa membranosa situada debajo de

la teca; se cree que es la responsable de la producción de la teca en los dinoflagelados (Pr-2).

**vesícula de crisolaminarina** Vacuola intracelular que contiene sustancias lipídicas (Pr-4, Pr-9, Pr-11, Pr-12).

**vesícula lipídica.** Bolsa intracelular que contiene lípidos.

**vesícula podial** Estructuras internas en forma de saco en los podios de los equinodermos (A-29).

**vesícula seminal** Estructura vesicular que contiene el semen (A-32).

**víscera** Término general para los órganos internos (A),

**vitelario** Parte del ovario; produce células con abundante reserva que nutren a los óvulos fecundados (A),

**vivíparo** Dícese del modo de reproducción sexual en el que los descendientes se desarrollan en el interior de su progenitor materno, del que reciben nutrientes y otras contribuciones metabólicas; las crías salen como formas inmaduras o como adultos diminutos (A).

**xantina** Miembro de una clase de derivados isoprenoides oxidados; típicamente es de color amarillo o anaranjado.

**xilema** Tejido vascular vegetal a través del cual son transportados la mayoría de minerales y el agua, desde las raíces a otras partes de la planta; constituye la madera de los árboles y de los matorrales (Pl-2 a Pl-9).

**yema medusoide** Forma inmadura de una medusa cuando aún está fijada al sustrato (A-3).

**yema** Estructura reproductiva asexual; pequeña masa de tejido vegetativo que puede dar lugar a un nuevo individuo (Pr-27, Pl-1).

**zigospora** Estructura resistente multinucleada de gran tamaño (espora resistente) que resulta de la fusión de dos gametangios (debería llamarse zigosporangio) (H-1).

**zigoto** Núcleo diploide o célula diploide producida por la fusión de dos células haploides, cuya misión es desarrollar un nuevo organismo (Pr, F, A, Pl),

**zooclorella** Alga verde que vive simbióticamente en el interior de protistas o de animales (M-8, Pr-15).

**zooide** Individuo colonial que se parece a los demás de la colonia, pero que no es un organismo separado (A).

**zooplancton** Microorganismos heterótrofos de vida en flotación en el mar (Pr, A).

**zoospora** Célula móvil undulipodiada capaz de germinar produciendo un estadio de desarrollo distinto sin ser fertilizada (Pr).

**zooxantela** Alga amarilla, normalmente dinoflagelados del género *Gymnodinium* (Pr-2) que viven simbióticamente en el interior de protistas o animales.

# ÍNDICE DE CONCEPTOS

Los números en cursiva se refieren a una ilustración.
Para géneros adicionales, véase la página 273.

microscopia electrónica, 4, 20
y las cianobacterias, 42
y las cloroxibacterias, 44
y las membranelas, 174
y los micoplasmas, 30
y los zoomastiginos, 86


9 788433 552174